Aus dem Physiologischen Institut der Universität Zürich
(Direktor: Prof. Dr. *W. R. Hess*)

Arbeit unter Leitung von Dr. *W. Koella*

Der Augennachnystagmus bei Stellungsänderungen des Kopfes

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Medizinischen Fakultät der Universität Zürich

vorgelegt von
GEORG FORSTER
von Zürich

Genehmigt auf Antrag von Prof. Dr. *W. R. Hess*

Zürich 1949

Druck Benno Schwabe & Co., Basel

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41507215_0006

Aus dem Physiologischen Institut der Universität Zürich
(Direktor: Prof. Dr. *W. R. Hess*)

Arbeit unter Leitung von Dr. *W. Koella*

Der Augennachnystagmus bei Stellungsänderungen des Kopfes

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Medizinischen Fakultät der Universität Zürich

vorgelegt von

GEORG FORSTER
von Zürich

Genehmigt auf Antrag von Prof. Dr. *W. R. Hess*

Zürich 1949

Druck Benno Schwabe & Co., Basel



In gekürzter Form erschienen in den Helv. Physiol. Acta 7, 382-405 (1949)

Meinen lieben Eltern

Inhaltsverzeichnis

Einleitung 7
Kompensationsreflexe auf passive Beschleunigungen:
Kinetische Reflexe auf Winkelbeschleunigungen
Drehreaktion, Nystagmus 7
Der Augennystagmus 8
Bedeutung optischer Einflüsse (optokinetischer Nystagmus) 8
Tonische Reflexe auf lineare Beschleunigungen
Kompensatorische Augenbewegungen 9
Tonische Labyrinthreflexe 9
Tonische Halsreflexe 9
Augenreflexe auf Progressivbeschleunigungen 10
Körperreflexe auf lineare Beschleunigungen 10
Der Vestibularapparat als accelero-sensibles Organ:
Bogengangsapparat 10
Die Aktionspotentiale der zugehörigen Vestibularnervenfasern 11
Otolithenapparat 12
Bisherige Arbeiten aus dem Zürcher Physiologischen Institut zum Problem der Organisation der Augenmotorik 13
Fragestellung 15
Methodik 15
Wahl des Versuchstieres 15
Versuchsanordnung 15
Drehapparatur 16
Registrierung 16
Auswertung 17
Ergebnisse 18
1. Verhalten des vertikalen Bulbusmeridianes bei passivem Heben des Kopfes ohne vorangehenden Drehreiz 18
2. Einfluß des Kopfhebens nach vorangehender Rotation
a) auf die Stellung des vertikalen Bulbusmeridianes 19
b) auf die Lage der Nystagmusschlagebene 19
3. Die Nystagmusintensität (Dauer, Schlagzahl und Amplitude) vor und nach Stellungsänderungen des Kopfes in der Sagittalebene 20
Besprechung und Folgerungen 24
Diskussion der Resultate 24
Bulbusraddrehung beim Kopfheben aus der Ruhe und während eines Nachnystagmus 24
Die kompensatorische Drehung der Nystagmusschlagebene 28
Entstehung der Schlagebenendrehung 29
Der vestibuläre Augennystagmus als mehrfach gelenkter Reflex 30
Zusammenfassung 33
Literaturverzeichnis 34

Einleitung

Zielgerechtes Handeln setzt eine dauernde Orientierung des Körpers im Raume voraus. Diese erfolgt nicht allein auf Grund bestimmter, bewußt werdender Sinneseindrücke. Wie die klassischen Untersuchungen von *Magnus* (34) und seiner Schule in Utrecht gezeigt haben, ist sie auch aktiv durch ein System von Reflexen gesichert: Tonische sowie kinetische Reflexe gewährleisten fortwährend die Aufrechterhaltung von Normalstellung und Körpergleichgewicht und wirken passiven Lageänderungen entgegen. Je nach Art der auf den Körper einwirkenden Beschleunigung kommen dabei verschiedene Kompensationsmechanismen zum Einsatz, die einleitend etwas näher betrachtet werden sollen.

Erfährt ein *frei bewegliches* Tier eine passive Drehung in der Horizontalebene, so läßt sich eine *aktive*, gegensinnig zur passiven erfolgende Dreh*bewegung* (Manège-Bewegung) beobachten. Durch diesen Körperdrehreflex wird eine gewisse Konstanz der Lage des Körpers im Raume erreicht. Der experimentelle Nachweis dieser Drehreaktion gelingt jedoch nur unter bestimmten Bedingungen. Gewisse Tiere, z. B. Taube und Frosch (*Mach* [33], *Ewald* [11], *Shukow* [41], *Chilow* [10]), zeigen bei einer bestimmten Winkelbeschleunigung eine solche gegensinnig zur Rotation erfolgende Körperdrehreaktion. Bei anderen Tieren dagegen (z. B. Kaninchen), bei rascherer Drehung auch bei der Taube, ist dieselbe nur angedeutet und wird durch eine entsprechende Drehbewegung von Kopf und Augen ersetzt. Dieser sind jedoch durch die mechanischen Gegebenheiten des Bewegungsapparates gewisse Grenzen gesetzt, weshalb nach Erreichung einer bestimmten Deviation Kopf und Augen rasch im Sinne der passiven Rotation zurückgedreht werden (Nystagmusphase), worauf sich die Drehreaktion fortsetzt. Wird die passive Drehung plötzlich unterbrochen, so kommt es zu entsprechenden, den perrotatorischen entgegengesetzten Drehnachreaktionen. Da die postrotatorische Körperdrehreaktion im allgemeinen eher deutlicher ausfällt und sich experimentell leichter auslösen und registrieren läßt, wurde sie von *Bartorelli* und *O. A. M. Wyß* (3) zum Gegenstand ihrer Untersuchung gewählt. Diese beiden Forscher konnten an Hand von Zeitlupenaufnahmen von Kaninchen und Katzen nach Rotation in einer der drei Hauptebenen des

Körpers Körperdrehreaktionen feststellen, die in Manège- und Wälzbewegungen sowie Überschlägen im Drehsinne der vorangegangenen Rotation bestanden. Wurde der Körper im Verlaufe dieser Bewegung festgehalten, so konnte ein deutlicher Kopfnystagmus beobachtet werden, an dessen Stelle ein heftiger Augennystagmus trat, wenn man auch den Kopf fixierte.

Drehreaktion und Nystagmus sind also kompensatorische Reflexmechanismen, die durch eine *Winkelbeschleunigung* des Körpers ausgelöst werden. Die Nystagmusbewegungen der Augen sind dabei nur ein Teilsymptom, das um so stärker zum Ausdruck kommt, je mehr die Drehreaktionen von Kopf und Körper durch äußere Einflüsse gehemmt werden. Da der vorliegenden Arbeit eine Untersuchung des vestibulären Augennystagmus unter verschiedenen Bedingungen zugrunde liegt, soll auf dieses Reflexphänomen im folgenden etwas näher eingegangen werden.

Beginnt man ein auf einer Drehscheibe *fixiertes* Tier, dessen Kopf mit einer Klemme befestigt ist, in der Horizontalebene zu rotieren, so läßt sich die erwähnte, der Drehrichtung entgegengesetzte Deviation beider Augen beobachten. Diese Gegenbewegung kompensiert offenbar bis zu einem gewissen Grade die Drehung, indem die Lage der Blickachse im Raume dadurch weitgehend konstant gehalten wird. Hat die Deviation ein bestimmtes Ausmaß erreicht, so führen die Augen eine rasche Rückbewegung in der Drehrichtung aus, um darauf wieder mittels einer langsamen Gegenbewegung die neue Blickrichtung beizubehalten, während sich der Körper weiter dreht. Diese als *Andrehnystagmus* bezeichnete pendelnde Bewegung, deren Richtung üblicherweise nach derjenigen der raschen Nystagmusphase angegeben wird, klingt bei gleichmäßig fortgesetzter Rotation schließlich ab. Bei plötzlichem Abbremsen der Drehbewegung tritt sie als *Nachnystagmus* erneut auf; letzterer ist dem Andrehnystagmus entgegengesetzt gerichtet. In der einschlägigen Fachliteratur sind auch die Ausdrücke *perrotatorischer* bzw. *postrotatorischer Nystagmus* für Andreh- bzw. Nachnystagmus gebräuchlich; der besseren Anschaulichkeit wegen sei in der Folge die letztere Ausdrucksweise verwendet.

Optische Einflüsse sind für die Intensität des Nystagmus von wesentlicher Bedeutung. Auf Grund des optischen Fixationsbestrebens verfolgen die Augen bei einer passiven Körperdrehung einen im Blickfeld auftauchenden Gegenstand, um sich nach einer raschen Rückbewegung einem neuen Objekt zuzuwenden, das weiter verfolgt wird. Die optische Fixation unterstützt also den vestibulären Andrehnystagmus, ja sie kann sogar allein Nystagmusbewegungen der Augen erzeugen, wenn bestimmte Punkte einer sich bewegenden Umgebung fixiert werden, während das Versuchstier selbst in Ruhe bleibt. Der dabei auftretende Augennystagmus schlägt entgegen der Bewegungsrichtung des fixierten Objektes. Dies ist zum Beispiel der Fall, wenn ein mit weißen und schwarzen Strichen versehener Hohlzylinder um ein Versuchstier mit gutem Sehvermögen rotiert, oder wenn wir

aus der fahrenden Eisenbahn vorbeiflitzende Gegenstände der Umgebung betrachten (sog. *optokinetischer* oder *Eisenbahn-Nystagmus*). Im Gegensatz zum Andrehnystagmus wird der Nachnystagmus bei gut fixierenden Tieren (z. B. Vögel, Katzen) durch optische Einflüsse stark gehemmt oder sogar vollständig unterdrückt (*Ohm* [37], *Bianchetti* [4]), indem das fixierende Auge sich an einem Gegenstand der Umgebung gleichsam «festklammert».

Reflexe *tonischer* Natur, sog. *kompensatorische Augenbewegungen*, werden ausgelöst, wenn eine passive Lageänderung eines Tieres so langsam erfolgt, daß dabei keine Drehreflexe auftreten. Werden Kopf und Körper eines Kaninchens langsam um die bitemporale Achse gedreht, so führen die Augen eine *Raddrehung* im entgegengesetzten Sinne aus. Hebt man den Kopf, so rotieren sie, beide gleichsinnig, mit dem oberen Cornealpol nach vorn, beim Senken des Kopfes dagegen nach hinten. In dieser neuen Stellung verbleibt der Bulbus, solange der Kopf seine Lage im Raum nicht ändert. Drehungen des Tieres um die Körperlängsachse haben analoge gegensinnige *Vertikalverschiebungen* der Corneae zur Folge. Das Auge der nach unten gedrehten Seite bewegt sich nach oben, das oben liegende dagegen nach unten. Da sich hierbei die Stellung des Kopfes gegenüber dem Rumpfe nicht ändert, sind diese Reflexe, wie wir noch sehen werden, auf durch die Lageänderung im Schwerefeld bedingte *vestibuläre Erregungen* zurückzuführen. Gleichsinnige Augenbewegungen von geringerem Ausmaße kommen ferner zustande, wenn nur der Rumpf des Tieres gegenüber dem in Normallage festgehaltenen Kopfe gehoben wird. Diese auf *propriozeptiven Afferenzen* beruhenden sog. *tonischen Halsreflexe* addieren sich nach den Untersuchungen *de Kleyns* (18) bei einer Lageänderung des Kopfes gegenüber dem Rumpfe zu denjenigen vestibulären Ursprunges. Erst das *Zusammenwirken* beider Faktoren hat kompensatorische Bulbusbewegungen von solchem Ausmaße zur Folge, daß dadurch unter natürlichen Verhältnissen vorkommende Lageänderungen des Kopfes voll kompensiert werden (siehe *de Kleyn* [18], S. 94, Abb. 4a und b). Auf diese Weise bleibt stets eine konstante geometrische Beziehung der Augen zur Umgebung erhalten, welche die Grundlage einer optischen Orientierung der Tiere im Raum darstellt. Diese am Kaninchen besonders durch die Utrechter Schule (18, 20, 22, 34, 35, 45) sowie von *Fleisch* (13) untersuchten kompensatorischen Augenstellungen sind typische Beispiele sog. tonischer Lagereflexe. Bei ihrer Beurteilung hat man sich stets die Art der Augenanordnung bei einem bestimmten Versuchstier zu vergegenwärtigen, da diese für den Einfluß von Lageänderungen auf die Augenstellung maßgebend ist. Je nachdem wird z. B. eine Drehung um die Körperlängsachse bei Katzen mit frontaler Augenanordnung eine kompensatorische Raddrehung, bei Kaninchen mit seitlichen Augen dagegen Vertikalabweichungen bewirken.

Diesen durch Änderungen der Lage des Kopfes im Schwerefeld und gegenüber dem Rumpfe ausgelösten kompensatorischen Augenbewegungen analoge

Augenreflexe können aber auch beobachtet werden, wenn das Versuchstier eine *Progressivbeschleunigung* erfährt. Während einer linearen, senkrecht zur Körperlängsachse erfolgenden Beschleunigung in der Horizontalebene kommt es beim Kaninchen nach *Fleisch* (14) zu Vertikalabweichungen der Augen. *Abrecht* (1) konnte kürzlich zeigen, daß unter dem Einflusse der Zentrifugalbeschleunigung während einer längerdauernden exzentrischen Rotation eine gewisse Raddrehung der Augen beobachtet werden kann, deren Ausmaß mit dem Abstand des Vestibularapparates von der Drehachse eindeutig zunimmt. Weitere reflektorisch erfolgende motorische Phänomene lassen sich beobachten, wenn das Versuchstier eine zusätzliche geradlinige Beschleunigung vertikal nach oben oder unten erfährt. Sie beeinflussen namentlich den Muskeltonus und führen dadurch Änderungen der Körperstellung, insbesondere der Haltung der Extremitäten, herbei. Am besten bekannt sind hievon die von *de Kleyn* und *Magnus* (21, 35) als «Liftreaktion» bzw. «Sprungbereitschaft» bezeichneten Erscheinungen. Alle diese Phänomene können als *Reflexe auf lineare Beschleunigungen* zusammengefaßt werden, zu denen wir auch die eine ganze Reihe von kompensatorischen Stellungen umfassenden tonischen Lagereflexe zählen, da die Erdbeschleunigung nur einen Spezialfall einer geradlinigen Beschleunigung darstellt.

Nachdem wir das mannigfaltige Bild dieser kompensatorischen Bewegungen und Haltungen sowie den ihnen zugrunde liegenden Reiz in Form verschieden gerichteter Beschleunigungen kennen gelernt haben, erhebt sich die Frage, wo und auf welche Weise die Erregungen entstehen, welche diese Reflexe auslösen. Man ist sich heute wohl darüber einig, daß der *Vestibularapparat* unser Rezeptionsorgan für Beschleunigungen, das *accelero-sensible Organ* (*Fleisch*) und damit den Ausgangsort der beschriebenen Reflexe darstellt. Er ist in zwei Anteile von verschiedener funktioneller Bedeutung gegliedert.

Auf *Winkelbeschleunigungen* spricht das System der *Bogengänge* an, indem nach der Theorie von *Mach* (33), *Breuer* (6) und *Brown* (8), die durch die Untersuchungen von *Ewald* (11) und *Steinhausen* (42) experimentell bestätigt wurde, die Endolymphe bei einer Drehung eine trägheitsbedingte Verschiebung gegenüber der Bogengangswandung erfährt. Diese Strömung der Endolymphe relativ zu den Bogengängen bewirkt in der zugehörigen Ampulle eine Abbiegung der Cupula, welche den adäquaten Reiz für die Sinneszellen der Crista ampullaris darstellt. Die Richtung der Endolymphströmung scheint dabei für den Erregungsvorgang wesentlich zu sein. Auf die Frage, ob eine Reizung sowohl durch eine ampullopetale als auch durch eine ampullofugale Strömung bewirkt werde, sei kurz etwas näher eingegangen. Dieses für das Verständnis des Erregungsmechanismus so bedeutungsvolle Problem wurde zum Ausgangspunkt für eine ganze Reihe von experimentellen Arbeiten. *Steinhausen* (42) kam auf Grund seiner Reizversuche an

den Bogengängen des Hechtes mit Erzeugung künstlicher Endolymphströmungen zum Schlusse, daß in den horizontalen Bogengängen nur eine ampullopetale, in den vertikalen nur eine ampullofugale Endolymphströmung eine Erregung auslöse, daß also für die Rezeption von Drehungen nach beiden Seiten das Zusammenwirken des in der Rotationsebene liegenden *Bogengangspaares* erforderlich sei. Nach *Ewald* (11) spricht dagegen ein Bogengang auf Drehungen nach beiden Richtungen an, wobei in den horizontalen Bogengängen eine ampullopetale, in den vertikalen eine ampullofugale Strömung starke Erregung, die entgegengesetzte Endolymphverschiebung aber schwächere Erregung im Sinne einer Hemmung bewirken soll. *Lorente de Nò* (30, 31) betrachtet beide Strömungsrichtungen als quantitativ gleichwertig mit entgegengesetzter Reizwirkung.

In letzter Zeit ist vor allem im englischen Sprachgebiet dieses Problem erneut aufgegriffen worden, wobei mit der Methode der Aktionsstromregistrierung neue Einblicke gewonnen werden konnten. Bei der Ableitung von Aktionspotentialen von isolierten Fasern des Vestibularnerven beobachteten *Roß* (39) beim Frosch und *Löwenstein* und *Sand* (32) an Rochen in Ruhe spontane rhythmische Entladungen, bei ipsiversiver Drehung eine Zunahme, bei kontraversiver eine Abnahme der Entladungsfrequenz bis zu völliger Ruhe. Bei plötzlichem Abbremsen einer längerdauernden Rotation kommt es zu entsprechenden entgegengesetzten Nacheffekten, also zu Hemmung nach ipsiversiver und zu Steigerung der Entladungen nach kontraversiver Drehung. Die beobachteten Effekte und Nacheffekte klingen im Verlaufe von 20–30 Sekunden allmählich ab, wonach der Ruhewert der Impulsfrequenz wieder erreicht ist. Analoge Befunde erhob *Adrian*[1]) an der Katze bei der Ableitung von Aktionspotentialen aus dem Vestibularkerngebiet. Auf Grund seiner Ergebnisse betont er die langsame Adaptation aller Rezeptoren des Vestibularapparates sowie die offensichtliche Korrespondenz zwischen dem zeitlichen Verlauf und der Intensität der beobachteten elektrischen Effekte, der Dauer und dem Grad der Ablenkung der Cupula und der Dauer von Nystagmus und Nachnystagmus. In einer kürzlich erschienenen Arbeit hat *Gernandt*[2]) über Versuche berichtet, in denen bei der Katze an isolierten Fasern des Vestibularnerven aus der Ampulle des horizontalen Bogenganges während rotatorischer und calorischer Reizung Aktionspotentiale abgeleitet wurden. 83% der isolierten Fasern zeigten das oben beschriebene Verhalten, während die übrigen Nervenfasern bei Drehung nach beiden Richtungen eine Steigerung der Entladungsfrequenz, vereinzelte in beiden Fällen eine Hemmung erkennen ließen.

Die Bedeutung der Strömungsrichtung der Endolymphe für den Erregungsvorgang in den Bogengangsampullen geht aus diesen Untersuchungen

---

[1]) *Adrian, E. D.:* J. Physiol. (Brit.) **101**, 389 (1943).
[2]) *Gernandt, Bo:* J. Neurophysiol. **12**, 173 (1949).

klar hervor. Es ist nun auch die Beobachtung verständlich, daß nach einseitiger Labyrinthexstirpation noch durch Drehungen nach beiden Seiten Bogengangsreflexe ausgelöst werden können. Die erwähnten Befunde liefern außerdem eine einfache Erklärung für den schon von *Ewald* festgestellten dauernden Einfluß des Bogengangssystemes auf den Muskeltonus und für das nach einseitiger Labyrinthektomie regelmäßig zu beobachtende vorübergehende Auftreten eines sog. zentrogenen oder Bechterewschen Nystagmus.

Lineare Beschleunigungen werden hingegen vom *Otolithenapparat* rezipiert. Nach der Theorie von *Breuer* (6, 7), die durch die Überlegungen *Steinhausens* (43) und die darauf beruhenden Experimente von *Ulrich* (44) eine Stützung erfuhr, stellt eine durch Verschiebung der Otolithenmembran bedingte Verbiegung der Sinneshaare der Maculae acusticae den adäquaten Reiz dar. Nach *Magnus* und *de Kleyn* (20, 35) soll dieser dagegen in einem Zug bzw. Druck der spezifisch schwereren Otolithen auf die Unterlage, nach *Lorente de Nò* (29, 31) in einer Deformation der Otolithenmembranen bestehen. Es ist heute jedenfalls sehr wahrscheinlich, daß die Macula Utriculi auf Grund eines dieser Erregungsmechanismen auf lineare Beschleunigungen anspricht. Da der Körper dauernd der Einwirkung der Schwerkraft unterliegt, stellt der Otolithenapparat im besonderen in jedem Moment die Lage des Kopfes gegenüber der Richtung der Erdbeschleunigung fest und ist daher unser eigentliches, dauernd und unbewußt arbeitendes Organ für die Rezeption der Vertikalrichtung und der Lage des Kopfes im Raum. Daß diese «Schwerkraftsrezeptoren» aber allgemein auf lineare Beschleunigungen ansprechen, wie dies auf Grund theoretischer Überlegungen erwartet werden muß, haben außer den erwähnten Arbeiten von *Fleisch* und *Abrecht* auch *Adrians* Untersuchungen[1]) eindeutig bewiesen. Es steht dagegen noch nicht endgültig fest, ob diese Funktionsweise auch für die Macula Sacculi zutrifft, oder ob ihr nicht noch akustische Funktionen, evtl. auch die Rezeption von Vibrationen, zukommen (*Roß* [39], *McNally* [36]). Es ist ferner möglich, daß auch bei geradlinigen Beschleunigungen eine gewisse Miterregung der Bogengänge zustande kommen kann (*Magnus* und *de Kleyn* (21, 35), *Lorente de Nò* [31], *ter Braak* [5]).

Bei einer Betrachtung der heutigen Kenntnisse und Anschauungen über die vestibulären Augenreflexe fällt auf, daß wohl der periphere Erregungsvorgang und die Einzelphänomene der dadurch ausgelösten Bewegungen ziemlich gut bekannt sind, daß wir aber über die *zentralen Mechanismen*, die diese Reflexe vermitteln, nur mangelhafte Vorstellungen besitzen. Außerdem beschränkt sich das Studium dieser Vorgänge im allgemeinen auf eine getrennte Analyse der Einzelsymptome des Nystagmus einerseits und der tonischen Augenreflexe anderseits, während ihr *koordiniertes Zusammenspiel* weniger beachtet wird. Im Rahmen der am *Zürcher Physiolo-*

---

[1]) *Adrian, E. D.:* J. Physiol. (Brit.) **101**, 389 (1943).

gischen Institut unternommenen Arbeiten zur Erforschung der Organisation und Koordination der Motorik (*Hess* [16, 17]) wurden in den letzten Jahren verschiedene Untersuchungen über die vestibulo-oculäre Reflexmotorik durchgeführt. Das Beispiel dieser so vielfältigen Einflüssen unterliegenden reflektorischen Augenbewegungen erschien der übersichtlichen Verhältnisse des zugehörigen Bewegungsapparates wegen besonders geeignet, Einblicke in die koordinatorische Verknüpfung verschiedener vestibulärer Erregungen unter sich und mit Afferenzen anderer Art zu ermöglichen und damit beizutragen zum Verständnis des Aufbaues und der Organisation dieses einen so hohen Grad von Präzision erreichenden motorischen Geschehens. In den erwähnten Versuchen wurden daher die vestibulären Augenreflexe einer kinematographischen Analyse unterzogen und dabei besonders der Einfluß einer Lageänderung der Versuchstiere auf den Nystagmus untersucht. Es ergaben sich dabei folgende Resultate:

Beim Hahn blieb nach einer Kippung um die Körperlängsachse die Schlagebene eines vorbestehenden horizontalen Kopfnachnystagmus im Raum die gleiche wie in Normalstellung des Tieres (*Bianchetti* [4]). Am postrotatorischen Augennystagmus der Katze ließ sich bei einer Kippung des Versuchstieres um die Längsachse neben einer kompensatorischen Raddrehung der Augen eine Gegendrehung der Nystagmusschlagebene im Sinne einer gewissen Angleichung an die Raumhorizontale feststellen (*Schatzmann* [40]). *Koella* (23) führte diese Untersuchungen weiter und verwendete Kaninchen als Versuchstiere, die er auf einer speziellen Drehapparatur in Normallage in der Horizontalebene rotieren ließ. Wurde nach einer raschen Bremsung der Drehbewegung das Tier in der Sagittalebene kopfaufwärts gekippt, so konnte gleichzeitig mit einer kompensatorischen Raddrehung der Augen auch eine Drehung der Nystagmusschlagebene nach vorne unten beobachtet werden. Diese der Lageänderung des Tieres entgegengesetzte Drehung der Schlagebene in bezug auf den Kopf bewirkte eine fast vollständige Kompensation kleiner Kippwinkel. Die Schlagebene des Nystagmus blieb dadurch im Raume annähernd horizontal.

In einer 2. Versuchsserie *Koellas* (24) wurde untersucht, ob auch von seiten propriozeptiver Afferenzen aus der Halsregion ein Einfluß auf die Nystagmusschlagebene ausgeübt werde. Diese Frage erhob sich bei einer Gegenüberstellung der erwähnten Befunde und der Ergebnisse *de Kleyns* (18) aus seinen Untersuchungen über die beim passiven Kopfheben beobachtete kompensatorische Raddrehung der Augen. Wie bereits erwähnt, hatte dieser Forscher gezeigt, daß eine solche kompensatorische Augenbewegung wahrscheinlich das Resultat einer algebraischen Addition tonischer Labyrinth- und Halsreflexe darstellt. In *Koellas* Versuchen erfuhr nun die Nystagmusschlagebene auch eine Drehung nach vorne unten, wenn nach vorangehender Rotation der Rumpf eines Versuchtieres gegenüber dem in Normallage fixierten Kopf um einen bestimmten Winkel gehoben wurde.

Ihr Ausmaß war jedoch bedeutend kleiner als dasjenige der bei einer Kippung des ganzen Tieres festgestellten Schlagebenendrehung. Wiederum ging ihr eine gleichsinnige, aber ebenfalls schwächere Raddrehung der Augen parallel. Der Drehsinn der Lageänderung der Nystagmusschlagebene wie auch derjenige der Raddrehung entsprach also jenem des Rumpfhebens. Beide Phänomene mußten unter diesen Umständen auf den Einfluß propriozeptiver Erregungen aus der Halsgegend zurückgeführt werden. Sowohl nach dem Kippen des ganzen Tieres als auch nach Rumpfheben allein ließ sich außerdem eine deutliche Abnahme von Dauer und Schlagzahl des Nystagmus feststellen.

Diese Ergebnisse stellen in gewisser Hinsicht eine Erweiterung der bisherigen Anschauungen über die Entstehung eines vestibulären Augennystagmus dar, wonach die Lage der Nystagmusschlagebene allein durch die Ebene des gereizten Bogengangspaares bzw. die Ebene der Drehbewegung bestimmt wird (*Ewald*, *Steinhausen* u. a.). Wenn letzteres zutreffen würde, so müßte der beim plötzlichen Abbremsen der Drehung auftretende Nachnystagmus genau in der Ebene der gereizten Bogengänge, also horizontal schlagen und auch bei einer nach Abschluß der Rotation langsam ausgeführten passiven Lageänderung des Tieres seine Lage relativ zum Kopf beibehalten, da sich dabei das Bogengangserregungsbild nicht wesentlich ändert. Die oben erwähnten Versuche zeigen jedoch, daß für die Festlegung der Nystagmusschlagebene außer den Bogengangserregungen noch Afferenzen von seiten des Otolithenapparates sowie propriozeptive Afferenzen aus der Halsregion von Bedeutung sind, die eine sekundäre Umstellung eines primär horizontalen Nystagmus bedingen können. Zur Ergänzung dieser am Nachnystagmus erhobenen Befunde untersuchte *Koella* in einer 3. Versuchsserie (25) mit der gleichen Methode der kinematographischen Registrierung an Kaninchen den horizontalen Andrehnystagmus während Drehungen um nicht lotrechte Achsen. Bei dieser Versuchsanordnung lagen die horizontalen Bogengänge stets in der Rotationsebene, während das Tier seine Lage im Schwerefeld fortwährend änderte. Die Nystagmusschlagebene blieb dabei in bezug auf die Orbita nicht konstant, sondern führte je nach der momentanen räumlichen Lage des Tieres kompensatorische Drehungen und Vertikalabweichungen aus und blieb dadurch im Raum annähernd horizontal.

In den erwähnten Versuchen *Koellas* wurde einerseits der Einfluß von Afferenzen von seiten der Lagerezeptoren, anderseits derjenige propriozeptiver Erregungen aus der Halsgegend auf den Nystagmus, speziell auf die Lage der Schlagebene, getrennt bestimmt. Die Frage, wie sich beim Heben des Kopfes gegenüber dem feststehenden Rumpfe *beide Einflüsse gleichzeitig* auf die Bogengangsreflexe der Augen auswirken, ist dagegen noch nicht experimentell geprüft. Nach den Untersuchungen *de Kleyns* über die kompensatorische Raddrehung der Augen ist es von Interesse, zu erfahren.

ob auch bei der von *Koella* beobachteten Gegendrehung der Nystagmusschlagebene eine algebraische Addition tonischer Labyrinth- und Halsreflexe festgestellt werden kann. Die erwähnten Arbeiten sollen in dieser Hinsicht durch die vorliegenden Untersuchungen ergänzt werden, für die sich daher folgende *Fragestellung* ergibt:

1. Welche quantitativen Beziehungen lassen sich auf Grund kinematographischer Registrierung der Augenstellung an Kaninchen ohne vorangehende Rotation bei Lageänderungen des Kopfes in der Sagittalebene zwischen dem Ausmaß der Kopfbewegung und der dabei erfolgenden kompensatorischen Bulbusraddrehung feststellen?

2. Wie ändert sich die Lage des vertikalen Bulbusmeridianes, wenn unmittelbar nach dem Abbremsen einer Rotation, während ein horizontaler Nachnystagmus besteht, der Kopf des Versuchstieres gehoben wird? Stellt eine allfällig dabei beobachtete Raddrehung der Augen auch in diesem Falle das Resultat einer algebraischen Addition tonischer Labyrinth- und Halsreflexe dar, wie sie *de Kleyn* beim Heben des Kopfes aus der Ruhe, d. h. am nicht rotierten Tier, beschrieben hat?

3. Welchen Einfluß hat eine solche Stellungsänderung des Kopfes auf die Lage der Nystagmusschlagebene?

4. Haben diese Versuchsbedingungen auch einen Einfluß auf die «Nystagmusintensität», erkennbar an einer Änderung der Dauer, Schlagzahl und Amplitude des Nystagmus?

Methodik

Als Versuchstiere dienen Kaninchen, denen wir aus verschiedenen Gründen den Vorzug geben: Sie besitzen vor allem ein schlechtes optisches Fixationsvermögen und weisen offenbar deshalb einen sehr deutlichen Nachnystagmus auf. Eine Ausschaltung der optischen Einflüsse durch Kopfkappe, Hornhauttrübung, Katarakt oder gar Enukleation der Bulbi, wie sie bei anderen, gut fixierenden Tieren notwendig ist, erübrigt sich daher. Immerhin sind auch Kaninchen gegenüber Rotationen individuell sehr verschieden empfindlich. Um zuverlässige Durchschnittswerte für die Lage der Nystagmusschlagebene und des Bulbusmeridianes zu erhalten, müssen daher für unsere Versuche Tiere mit langdauerndem Nachnystagmus ausgewählt werden. Mit ihren seitlich liegenden Augen eignen sich Kaninchen auch besonders gut für eine Analyse der kompensatorischen Augenstellungen, wobei sich das Ausmaß der bei einer Lageänderung des Kopfes in der Sagittalebene auftretenden Bulbusraddrehung in Winkelgraden direkt zum Kippwinkel in Beziehung setzen läßt. Um bei unseren Untersuchungen den Einfluß einer Ermüdung und Adaptation möglichst auszuschließen, sind die Versuchsserien kurz gehalten und zwischen den einzelnen Versuchen immer längere Pausen eingeschaltet.

Die Kaninchen werden in einem Kästchen unter Ausstopfen der Zwischenräume mit Polsterwatte in Normalstellung unbeweglich eingeschlossen. Nur Hals und Kopf bleiben frei. Letzterer ist mit einem Kopfhalter in Normallage fixiert, die Mundspalte dabei um 30–40° nach vorne unten gesenkt. In dieser Stellung liegt das laterale Bogengangspaar annähernd in der Horizontalebene. Versuchstier, Kästchen und Kopfhalter werden auf der Drehapparatur befestigt, und zwar so, daß die Verlängerung der vertikalen Drehachse möglichst die Mitte der Verbindungslinie beider

Labyrinthe trifft, soweit dies von außen beurteilt werden kann. Nach Anästhesierung des Bindehautsackes durch einige Tropfen 3%iger Cocainlösung wird ein Lidspreizer eingesetzt, der das bei Rotationen oft auftretende Zukneifen der Lider verhindert und dadurch eine ungestörte Registrierung der Augenbewegungen gewährleistet. Zuverlässige Anhaltspunkte für die Analyse der letzteren liefert uns eine auf die Cornea möglichst genau im vertikalen Bulbusmeridian aufgesetzte längliche Papiermarke, die auf der feuchten Oberfläche genügend haftet.

Die hier verwendete, elektrisch angetriebene *Drehapparatur* hat *Koella* (26, 27) bereits eingehend beschrieben. Da sie für unsere Zwecke nur einige kleinere Abänderungen erfuhr, kann auf eine nochmalige ausführliche Darstellung verzichtet werden. Bei den im folgenden beschriebenen Versuchen werden die Tiere in der Horizontalebene während einer Minute nach links, von oben gesehen entgegen dem Uhrzeigersinne, mit einer Rotationsgeschwindigkeit von 0,85 π/Sek. gedreht. Der durch die Beschleunigung beim Anlaufen ausgelöste Andrehnystagmus ist nach dieser Rotationszeit ganz abgeklungen. Die Drehung wird darauf rasch abgebremst; der Bremsweg beträgt hierbei durchschnittlich 36°. Unmittelbar nach dem Anhalten werden Kopf und Registrierkamera mittels einer Kippvorrichtung innerhalb von 0,6–2 Sek. um Winkel von 10°, 15°, 20° und 30° in der Sagittalebene gehoben, in den Kontrollfällen dagegen horizontal belassen. Der gewünschte Kippwinkel kann an einer Arretiervorrichtung vorher genau eingestellt werden (Abb. 1).

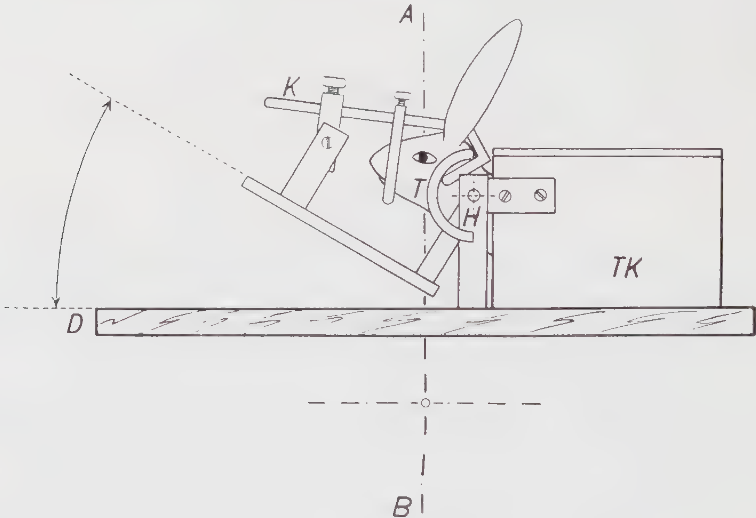


Abb. 1. Versuchsanordnung: Situation nach Kopfheben um eine horizontale, durch die untere Halswirbelsäule verlaufende Achse H. A–B = Rotationsachse; D = Drehscheibe; K = Kopfhalter; TK = Tierkästchen; T = Transporteur als Reizsignal und Neigungsanzeiger.

Die *Registrierung* des Nachnystagmus erfolgt auf kinematographischem Wege mittels einer 16-mm-Normalfrequenzkamera auf Kodak Super-XX-Film. Es wird dabei das linke Auge aus einer Entfernung von 8 cm bei starker künstlicher Beleuchtung, teilweise auch im Freien, gefilmt. Da Kamera und Kopfhalter K auf einem Brett fest montiert sind, das um eine transversale, durch die untere Halswirbelsäule verlaufende Achse H gekippt werden kann, behält der Filmapparat auch beim Kopf-

heben eine konstante Lage gegenüber dem Kopfe des Tieres bei. Bulbusbewegungen in der Orbita werden daher als solche im Film wahrgenommen, während der Kopf ruhig zu stehen scheint. Als *Reizsignal und Neigungsanzeiger* ist ein Transporteur T am Tierkästchen TK in der Weise unverschieblich befestigt, daß die Kippachse durch seinen Mittelpunkt verläuft. Der Radius ist so gewählt, daß der Rand direkt neben das Auge zu liegen kommt und bei der Nystagmusregistrierung gleichzeitig mitgefilmt wird. Beim Kopfheben kommt es im Film zu einer relativen Bewegung des Transporteurs gegenüber dem scheinbar ruhig bleibenden Kopf des Tieres und der mitgehobenen Kamera, woraus auf den zeitlichen Verlauf und das Ausmaß der Kopfbewegung geschlossen werden kann.

Zur *Auswertung* des Filmmaterials wird jedes einzelne Bild aus einer Entfernung von 1 m auf ein Zeichenpapier projiziert und die Papiermarke eingetragen. Sie dient als Indikator für die Lage des vertikalen Bulbusmeridianes. Da alle Bilder eines Nystagmusschlages auf demselben Blatt eingezeichnet werden, zeigt die Verschiebung der Papiermarke auch die Lageänderung des Bulbus von Filmbild zu Filmbild an. Die Verbindungslinie entsprechender Punkte der Papiermarke auf dem ersten und letzten Bild einer langsamen Nystagmusphase kennzeichnet daher die Lage der Schlagebene. Die Analyse des Versuchsmaterials beschränkt sich auf die langsamen, vestibulär ausgelösten Nystagmusphasen, da die rasche, sicher nicht primär-vestibulär, sondern wahrscheinlich zentral und vielleicht zum Teil auch propriozeptiv ausgelöste Phase von den im folgenden diskutierten Problemen nicht berührt wird. Weil die Papiermarke nicht genau senkrecht auf die Cornea aufgesetzt werden kann, ergibt sich der Grad der beim Heben des Kopfes beobachteten Raddrehung der Augen aus der Abweichung des durch die Papiermarke bezeichneten, annähernd vertikalen Bulbusmeridianes von seiner ursprünglichen Lage, während ein Lagewechsel der Nystagmusschlagebene in einer Abweichung von ihrer anfänglich horizontalen Ausgangslage in der Orbita zum Ausdruck kommt. Aus den gemessenen Winkelwerten der Raddrehung und Lageänderung der Schlagebene werden die arithmetischen Mittelwerte vor und nach dem Kopfheben berechnet und zu diesem in Beziehung gesetzt. Entsprechend dem schon früher geübten Vorgehen werden schließlich die erhaltenen Werte für Raddrehung und Schlagebenenlage in einem rechtwinkligen Koordinatensystem eingezeichnet: die Abszisse stellt die Zeit in Sekunden dar, während auf der Ordinate die Winkelwerte der Bulbusraddrehung und der Lageänderung der Schlagebene eingetragen werden. Zeitlicher Verlauf und Ausmaß des Kopfhebens können dabei auf Grund des mitgefilmten Neigungsanzeigers genau bestimmt und bei der Darstellung mitberücksichtigt werden. Auf diese Weise erhält man ein deutliches und zeitgetreues Bild der Beeinflussung der untersuchten Merkmale des Nachnystagmus durch Stellungsänderungen des Kopfes.

Zu einer solchen Analyse eignen sich jedoch nicht alle Fälle. Bei kritischer Durchsicht des Filmmaterials ergeben sich folgende Kriterien für die Brauchbarkeit der Versuche: langdauernder, ununterbrochener Nachnystagmus ohne abnorme Schwankungen der Schlagebenenlage und des Bulbusmeridianes sowie regelmäßiges, nicht zu rasches Kopfheben, um eine Superposition von Bogengangsreflexen in Form eines rotatorischen Nystagmus zu vermeiden. Störungen durch allgemeine Unruhe des Versuchstieres, Vorfallen der Nickhaut oder Zukneifen der Lider, wie sie gelegentlich bei Abklingen der Anästhesie vorkommen, lassen die entsprechenden Fälle für eine Analyse und Durchschnittsberechnung ebenfalls ungeeignet erscheinen. Auf diese Weise werden auf äußere, versuchsfremde Einflüsse zurückzuführende Fehler nach Möglichkeit vermieden.

Den Einfluß des Kopfhebens auf die *Nystagmusdauer* und *Schlagzahl* untersuchen wir separat ohne kinematographische Registrierung. Jedes Versuchstier wird dabei vierzigmal eine Minute lang in der Horizontalebene rotiert; zwischen den einzelnen

Rotationen werden Drehpausen von einer Minute eingeschaltet. Der Kopf des Tieres wird abwechslungsweise nach dem Drehen horizontal belassen oder um den gewünschten Winkel gehoben, um eine Ermüdung oder Angewöhnung möglichst auszuschließen. Die Nystagmusschläge werden direkt ausgezählt, die Nystagmusdauer mit der Stoppuhr gemessen. Die Beurteilung der *Amplitude* erfolgt an Hand der Filmbilder durch Ausmessung der Distanz entsprechender, durch die Papiermarke bezeichneter Punkte auf der Cornea vom ersten zum letzten Bild eines Nystagmusschlages.

Ergebnisse

1. Das Verhalten der Bulbi bei passivem Heben des Kopfes *ohne vorangehenden Drehreiz* wurde in 18 Fällen untersucht. Es konnte dabei eine typische, der Richtung der Kopfbewegung entgegengesetzte *Raddrehung* der Augen beobachtet werden. Ihr Ausmaß entspricht annähernd dem Winkel, um welchen der Kopf gehoben wurde. Über die quantitativen Verhältnisse bei verschiedenen Kopfstellungen gibt Tabelle 1 Auskunft. Durch fortwährende kinematographische Aufnahme der kompensatorischen Augenbewegungen bei dreimaligem Heben und Senken des Kopfes wurden die *momentanen* Maximalausschläge der Raddrehung ermittelt, denen auf Grund einer getrennten Registrierung die *definitiven* Augenstellungen in verschiedenen Kopflagen bei den gleichen Versuchstieren gegenübergestellt werden konnten. Die Kopfbewegung erfolgte so langsam, daß dabei nie ein rotatorischer Nystagmus auftrat. In allen Fällen zeigte es sich, daß nach einem initialen Maximum die Raddrehung einen etwas niedrigeren Dauerwert erreichte.

Tabelle 1

Kippwinkel	Kompensatorische Raddrehung	
	Initialwert	Dauerwert
10°	10°	8°
15°	14°	13°
20°	17°	14°
30°	30°	28°

Kompensatorische Raddrehung bei einer passiven Lageänderung des Kopfes in der Sagittalebene ohne vorangehende Rotation. Durchschnittswerte bei dreimaligem Heben und Senken des Kopfes. Man beachte die praktisch vollständige Kompensation der Kopfbewegung durch eine entsprechende entgegengesetzte Bulbusraddrehung, sowie die konstante Differenz von 1–3° zwischen den größeren Initial- und den kleineren Dauerwerten.

2. *Nach vorangehender Rotation* wurde in 76 Fällen die Stellung des vertikalen Bulbusmeridianes und die Lage der Schlagebene des Nachnystagmus kinematographisch registriert. Davon verwerteten wir auf Grund der oben aufgeführten Kriterien 46 Versuche in der beschriebenen Weise für die Analyse und erhielten folgende Resultate:

a) *Das Verhalten des vertikalen Bulbusmeridianes* bei sagittalen Stellungsänderungen des Kopfes während eines bestehenden Nachnystagmus zeigt keine prinzipiellen Unterschiede gegenüber demjenigen bei ruhigstehendem Auge. Wiederum kommt es zu einer dem Winkel des Kopfhebens ungefähr entsprechenden Gegendrehung der Bulbi, wobei das Ausmaß der Raddrehung bei kleinen Kippwinkeln (10°–20°) etwas größer, bei solchen von 30° etwas kleiner ist als beim nicht rotierten Tier (Tabelle 2). Während des Nystagmus ist eine gewisse Verstärkung der Streuung der einzelnen Werte gegenüber der Raddrehung in Ruhe festzustellen; sie nimmt bei größeren Kippwinkeln zu. Aus der kurvenmäßigen Darstellung der Lage des Bulbusmeridianes während eines Nystagmusablaufes kann wiederum deutlich ersehen werden, wie die anfänglich stärkere Raddrehung im Verlaufe des Nachnystagmus abnimmt bis zu einem etwas niedrigeren Dauerwert.

Bei den horizontal belassenen Kontrollfällen kann während des Nachnystagmus ebenfalls eine gewisse Bulbusraddrehung von durchschnittlich +6° gegenüber der perrotatorischen, nach Abklingen des Andrehnystagmus eingenommenen Ausgangslage der Augen festgestellt werden. Auffallend ist dabei, daß letztere nach der Rotation und nach Abklingen des Nachnystagmus nicht wieder eingenommen wird, sondern daß postrotatorisch eine Raddrehung des Bulbusmeridianes von durchschnittlich +3° bestehen bleibt. Unmittelbar nach dem Abbremsen der Drehung wird gelegentlich auch eine vorübergehende Vertikalbewegung des Auges nach oben beobachtet. Es wird sich im nächsten Kapitel Gelegenheit bieten, diese Erscheinungen näher zu besprechen.

b) *Die Nystagmusschlagebene* erfährt bei Bewegungen des Kopfes eine Lageänderung. Wird der Kopf des Versuchstieres unmittelbar nach dem Abbremsen der Rotation gehoben, so beobachtet man eine Drehung der Schlagebene des Nachnystagmus nach vorne unten, also gleichsinnig mit der Raddrehung. In unseren Tabellen und Kurven sind solche Drehungen, die am beobachteten linken Auge dem Uhrzeigersinne entgegengesetzt erfolgen, mit positivem, umgekehrte Drehungen mit negativem Vorzeichen eingetragen. Bulbusraddrehung und Drehung der Schlagebene erfolgen jedoch nicht vollkommen parallel, sondern lassen gewisse zeitliche und quantitative Unterschiede erkennen: die Drehung der Schlagebene kommt erst nach einer gewissen Latenz zustande und hinkt somit zeitlich hinter der fast unmittelbar mit der Kippung einsetzenden Raddrehung nach. Quantitativ fällt die Drehung der Nystagmusschlagebene bei Kippwinkeln von 10° und 15° etwas kleiner aus als die kompensatorische Bulbusraddrehung; wenn der Kopf um 20° und 30° gehoben wird, übertrifft sie letztere dagegen deutlich. Auch hier läßt die kurvenmäßige Darstellung oft, wenn auch nicht so regelmäßig wie bei der Raddrehung, nach dem Kopfheben ein Maximum der Schlagebenendrehung, gefolgt von einer leichten Abnahme zu einem etwas niedrigeren Dauerwert erkennen. Dieses Verhalten ist aus der Abb. 2 ersichtlich, wäh-

rend in Tabelle 2 die Durchschnittswerte für Raddrehung und Schlagebenenlage vor und nach dem Kopfheben eingetragen sind.

Die Kontrollfälle zeigen folgendes Verhalten: Unmittelbar nach dem Anhalten ist die Schlagebene des Nachnystagmus stärkeren Schwankungen unterworfen, die sich jedoch rasch ausgleichen, so daß die Schlagebene schließlich nur noch wenig um eine der Horizontalen sehr nahe kommende Mittellage pendelt. Während diese Fälle eine mittlere Schlagebenenlage von $+3°$ aufweisen, liegt der Durchschnittswert von 133 Nystagmusschlägen vor dem Kopfheben bei $+0.18°$; die Schlagebene liegt also praktisch horizontal.

Es sei noch erwähnt, daß im ersten Moment des Kopfhebens nicht selten eine vorübergehende Drehung der Schlagebene nach vorne oben, also im Sinne der Kopfbewegung, zu beobachten ist, die in unseren Kurven in einer kurzen Negativität der Schlagebenenlage zum Ausdruck kommt, worauf dann erst die eigentliche kompensatorische Drehung nach vorne unten einsetzt. Dieses Phänomen wurde schon in früheren Versuchen beobachtet und seine Genese in einer kürzlich erschienenen gemeinsamen Arbeit (28) diskutiert.

3. Auch die *Nystagmusintensität* (*Buys* [9], *Fischer* [12]), beurteilt nach Dauer, Schlagzahl und Amplitude des Nystagmus, ändert sich nach einem Stellungswechsel des Kopfes in der Sagittalebene. Die *Nystagmusdauer* und *-schlagzahl* wird direkt in der oben beschriebenen Weise ermittelt, wobei für jeden Kippwinkel von 5 verschiedenen Versuchstieren total 100 Nystagmusabläufe in Horizontallage und 100 nach dem Kopfheben untersucht werden. Als Folge dieser Lageänderung des Kopfes beobachten wir eine Abnahme sowohl der Dauer als auch der Schlagzahl des Nystagmus, die mit zunehmendem Kippwinkel immer deutlicher wird. Das genauere Verhalten ist aus Abb. 3 ersichtlich, in der zum Vergleich auch die Werte *Koellas* (23, 24) für Nystagmusdauer und -schlagzahl beim Rumpfheben allein (I) und bei

---

Lage des Bulbusmeridianes und der Schlagebene des Nachnystagmus vor und nach dem Kopfheben nach vorangehender Rotation der Tiere in der Horizontalebene. Die aus den einzelnen Versuchen ermittelten durchschnittlichen Werte der Bulbusraddrehung und Schlagebenendrehung in Winkelgraden sind untereinander eingetragen, wobei am linken Auge eine dem Uhrzeigersinne entgegengesetzte Drehung mit positivem Vorzeichen bezeichnet ist. Die beim Kopfheben auftretende kompensatorische Bulbusraddrehung ergibt sich aus der Differenz der postrotatorischen Mittelwerte der Meridianstellung vor und nach dem Kopfheben (C–B). In den Kontrollfällen mit horizontal belassenem Kopfe zeigt sich gegenüber der perrotatorischen Lage des Bulbusmeridianes ebenfalls eine gewisse Raddrehung während der Dauer des Nachnystagmus (B–A). Auch nach Abklingen des letzteren bleibt eine leichte Rotation des Auges mit dem oberen Cornealpol nach vorne bestehen (E–A). Man erkennt auch hier die praktisch vollständige Kompensation der Kopfbewegung durch eine entsprechende Gegendrehung des Bulbusmeridianes und der Schlagebene. Die Durchschnittswerte D der Raddrehung sind bei kleinen Kippwinkeln (10° und 15°) etwas höher, bei größeren Kippwinkeln (20° und 30°) dagegen niedriger als diejenigen der Schlagebenendrehung *(zu Tabelle 2)*.

Tabelle 2

Kipp-winkel	Bulbusmeridian							Schlagebene	
	Perrot. Lage	Während Nystagmus		End-lage	Differenz			Kopf in Normal-lage	Nach dem Kopf-heben
		Kopf in Normal-lage	Nach dem Kopf-heben						
	A	B	C	E	B–A	C–B	E–A		
0°	—12	— 4		—6	+8		+6	+1	
	0	+ 6		+3	+6		+3	+1	
	+ 5	+11		+5	+6		0	+7	
	+ 4	+ 7		+7	+3		+3	+3	
	— 3	+ 3		+1	+6		+4	+3	
	D				+6		+3	+3	
10°	+ 4	+ 5	+19			+14		0	+10
	+ 4	+ 4	+17			+13		—3	+ 8
	+ 5	+ 6	+18			+12		0	+10
	+ 5	+ 5	+19			+14		—6	+10
	+ 3	+ 5	+18			+13		—1	+10
	— 1	+ 4	+14			+10		0	+14
	0	0	+14			+14		—1	+11
	— 1	0	+13			+13		+1	+12
	D					+13		—0,5	+10,5
15°	+ 1	+ 5	+24			+19		—6	+13
	+ 1	+ 3	+22			+19		—8	+ 5
	+ 5	+ 5	+24			+19		—2	+13
	+ 2	+ 6	+26			+20		—1	+17
	0	+ 8	+23			+15		+5	+21
	D					+18		—0,5	+14,5
20°	— 3	0	+21			+21		—2	+15
	0	+ 4	+29			+25		0	+16
	— 4	— 2	+22			+24		—6	+24
	— 6	+ 4	+28			+24		—5	+28
	— 5	0	+16			+16		+4	+20
	— 2	+ 3	+22			+19		+2	+19
	— 3	+ 2	+23			+21		+1	+20
	0	— 1	+21			+22		+3	+28
	— 5	— 2	+20			+22		+5	+28
	— 1	+ 7	+25			+18		+1	+25
	—13	— 8	+15			+23		—6	+23
	— 7	— 2	+20			+22		0	+24
	— 5	0	+21			+21		—1	+25
	+ 4	+ 6	+29			+23		—8	+26
	D					+21		0	+23
30°	— 2	— 2	+23			+25		—1	+27
	— 7	— 2	+18			+20		+3	+25
	0	+ 2	+26			+24		0	+26
	+ 9	+15	+39			+24		+5	+28
	+ 2	+ 5	+32			+27		—3	+28
	— 1	+ 2	+34			+32		—3	+26
	— 1	— 2	+28			+30		0	+28
	+ 1	+15	+35			+20		+2	+30
	0	+ 5	+32			+27		0	+33
	— 2	— 1	+28			+29		—3	+31
	+ 4	+ 5	+44			+39		—1	+36
	— 2	+ 4	+29			+25		+1	+33
	+ 3	+ 6	+31			+25		+4	+32
	— 1	+ 1	+32			+31		0	+27
	D					+27		+0,5	+29

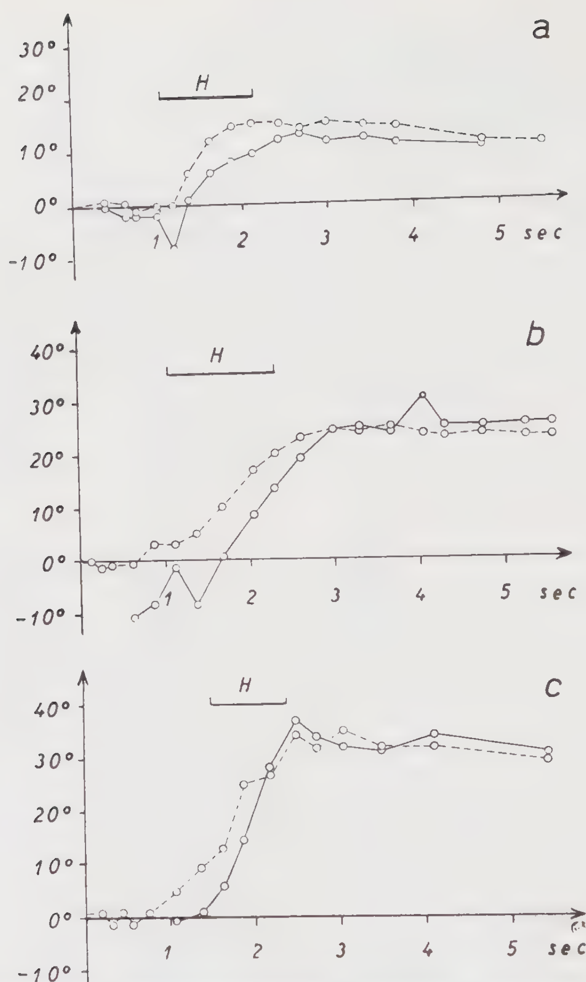


Abb. 2. Kurvenmäßige Darstellung typischer Versuche: a) Kopfheben um 10°, b) 20°, c) 30°. ——— Lage der Nystagmusschlagebene; ------ Lage des vertikalen Bulbusmeridianes. Auf der Abszisse ist die Zeit in Sekunden eingetragen; die Ordinate gibt die Winkelwerte an, um welche der Bulbusmeridian von der Vertikalen bzw. die Schlagebene von ihrer ursprünglich horizontalen Lage in der Orbita abweichen. Drehungen nach vorne unten, am linken Auge entgegen dem Uhrzeigersinne, sind dabei mit positivem Vorzeichen eingetragen. Man beachte, wie mit dem Kopfheben eine kompensatorische Bulbusraddrehung mit dem oberen Cornealpol nach vorn einsetzt. Etwas später kommt es auch zu einer kompensatorischen Drehung der Schlagebene nach vorne unten, die bei einem Kippwinkel von 10° das Ausmaß der Raddrehung nicht ganz erreicht, bei 20° und 30° letzteres dagegen etwas übertrifft. Unmittelbar nach dem Kopfheben ist die Raddrehung maximal (Initialwert), der nach dem Abklingen des Nystagmus bestehenbleibende Dauerwert liegt um 2–4° tiefer. Dasselbe Phänomen läßt sich in etwas schwächerem Maße auch bei der Schlagebenendrehung beobachten.

sagittaler Kippung des ganzen Tieres (II) angeführt sind. Prozentual ist die Abnahme der Nystagmusdauer etwas ausgesprochener, so daß die in Normalstellung ziemlich konstante mittlere Dauer eines einzelnen Nystagmusschlages (0,40–0,42 Sek.), erhalten durch Division der Nystagmusdauer durch die Schlagzahl, nach dem Kopfheben etwas kürzer wird und bei einem Kippwinkel von 30° noch 0,36 Sek. beträgt.

Zur Untersuchung der *Nystagmusamplitude* ist zwar die kinematographische Registrierung mit Normalfrequenz wenig geeignet, weil dabei die Abschnitte der Nystagmusbewegung in der Nähe der Umkehrpunkte oft in die Transportphase des Filmes fallen und dieser daher eine zu kleine Ampli-

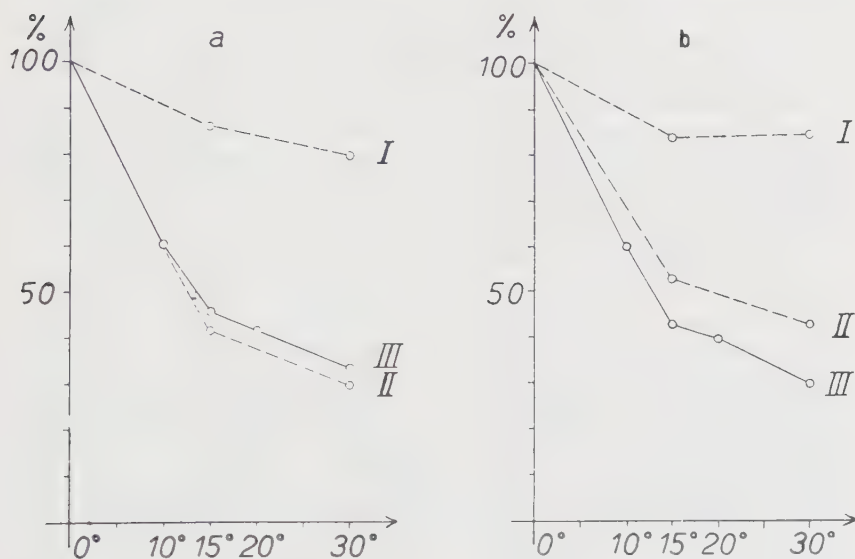


Abb. 3. Einfluß des Kopfhebens (III) auf die Nystagmusschlagzahl (Abb. 3a) und -dauer (Abb. 3b) im Vergleich zu den von *Koella* (23, 24) nach Heben des Rumpfes bei fixiertem Kopfe (I) sowie bei einer Kippung von Kopf und Körper des Versuchstieres (II) beobachteten Effekten. Auf der Abszisse sind die Kippwinkel in Graden, auf der Ordinate die Nystagmusschlagzahl und -dauer in Prozenten angegeben, wobei ihre durchschnittliche Größe in Normallage des Tieres zu 100% angenommen wurde. Man erkennt, wie infolge der mit einer Stellungsänderung des Kopfes verbundenen Reizung der Lagerezeptoren des Vestibularapparates und der propriozeptiven Endigungen im Halsgebiet die Zahl der Nystagmusschläge nach dem Kopfheben abnimmt. Dieses Phänomen wird mit zunehmendem Kippwinkel immer deutlicher. Ungefähr dieselbe Abnahme der Schlagzahl wurde bei einer Lageänderung des ganzen Tieres als Effekt einer alleinigen Otolithenreizung beobachtet (II). Beim Heben des Kopfes geht der Verminderung der Schlagzahl auch eine Abnahme der Nystagmusdauer parallel, die mit zunehmendem Kippwinkel immer ausgesprochener wird und die unter dem Einflusse propriozeptiver oder vestibulärer Erregungen allein festgestellte Verkürzung des Nystagmus noch übertrifft.

tude wiedergibt. Wir haben bei unseren Versuchen trotzdem eine Ausmessung der Nystagmusamplituden vorgenommen, wobei wir uns bewußt sind, daß daraus keine genauen quantitativen Schlüsse gezogen werden können. Bei der Betrachtung einer großen Versuchszahl dürfte jedoch der aus den experimentellen Daten errechnete Mittelwert für Vergleiche brauchbar sein. Eine Gegenüberstellung der durchschnittlichen Amplitude in den Kontrollfällen und den Versuchen mit Kopfheben sowie vor und nach der Kippung beim gleichen Versuchstier liefert daher gewisse qualitative Anhaltspunkte für das Verhalten der Amplitude bei sagittalen Stellungsänderungen des Kopfes. Unter Verzicht auf zahlenmäßige Angaben läßt sich auf Grund unseres Beobachtungsgutes feststellen, daß zumindest bei größeren Kippwinkeln eine deutliche Abnahme der Nystagmusamplitude stattfindet. Genaue quantitative Werte für die Größe der Amplitude sind dagegen nur auf Grund einer Analyse von Zeitlupenfilmen erhältlich, wie sie gegenwärtig in unserem Institut für den horizontalen Augennachnystagmus in Normallage vorgenommen wird. Aus ökonomischen Gründen und weil für unsere Untersuchungen eine Beobachtung des ganzen, sich oftmals über 15–20 Sek. erstreckenden Nachnystagmus-Ablaufes erforderlich ist, mußten wir in der vorliegenden Arbeit auf eine Registrierung mit der Zeitlupenkamera verzichten, deren Uhrwerk innerhalb weniger Sekunden abläuft.

Besprechung und Folgerungen

Die eingangs gestellten Fragen können wir dahin beantworten, daß an den Augen, auch während ein Nachnystagmus besteht, eine voll kompensierende Raddrehung beobachtet werden kann, wenn der Kopf eines Kaninchens unmittelbar nach dem Abbremsen der Rotation gehoben wird. Gleichzeitig erfolgt eine Drehung der Nystagmusschlagebene in der Orbita nach vorne unten um den ungefähren Betrag der Lageänderung des Kopfes. Die Nystagmusintensität erfährt ebenfalls eine Änderung: Dauer und Schlagzahl, sowie – bei größeren Kippwinkeln – auch die Amplitude des Nystagmus, nehmen ab.

Am nicht rotierten Tier wird beim Heben des Kopfes aus der Normalstellung eine *Raddrehung* der Augen beobachtet, deren Ausmaß innerhalb der von uns untersuchten Kippwinkel quantitativ demjenigen der Lageänderung des Kopfes entspricht, wodurch letztere praktisch vollständig kompensiert wird. Ein Vergleich unserer Resultate mit denjenigen *de Kleyns* (18) läßt eine weitgehende Übereinstimmung erkennen. Nachdem *Koella* (23) bei einer Kippung des Versuchstieres in der Sagittalebene eine unvollständige kompensatorische Bulbusraddrehung von ca. $^2/_3$ des Kippwinkels festgestellt hat, muß die von uns beobachtete vollständige Kompensation außer auf *vestibuläre* Reize auf eine zusätzliche Wirkung *propriozeptiver* Afferenzen aus Halsmuskeln und -gelenken zurückzuführen sein. Daß solche Einflüsse propriozeptiver Natur für die Augenstellung in der Tat von Bedeutung sind,

geht auch aus der zweiten Versuchsserie *Koellas* (24) hervor. Wenn nur der Rumpf eines Versuchstieres gegenüber dem fixierten Kopfe aus der Ruhe um bestimmte Winkel gehoben wurde, so konnte an den Augen ebenfalls eine schwache Rotation im Drehsinne der Rumpfbewegung beobachtet werden. Bei einem Kippwinkel von 15° ergab sich allerdings noch keine sichtbare Reaktion, während beim Heben des Rumpfes um 30° eine Bulbusraddrehung von durchschnittlich 4° zustande kam. Es ist aber zu berücksichtigen, daß diese Versuche nicht ein quantitativ getreues Bild der Bedeutung tonischer Halsreflexe, sondern offenbar zu kleine Werte wiedergeben, da einerseits der stabilisierende Einfluß des seine Lage im Schwerefeld nicht ändernden Otolithenapparates und andererseits das optische Fixationsbestreben einer rein propriozeptiv ausgelösten Raddrehung entgegenwirken müssen. Letzteres ist auch beim Kaninchen trotz seinem relativ schlechten Sehvermögen für die Ausbildung kompensatorischer Augenstellungen von einer gewissen Bedeutung, wie *Fleisch* (13) gezeigt hat. Unter Berücksichtigung dieser Umstände ist wohl der Schluß berechtigt, daß bei der durch Lageänderungen des Kopfes induzierten Auslösung kompensatorischer Augenbewegungen vestibuläre und propriozeptive Einflüsse zusammenwirken, wobei vermutlich, wie schon *de Kleyn* (18) angenommen hat, eine algebraische Addition tonischer Labyrinth- und Halsreflexe stattfindet.

Trotzdem bei den vorliegenden Versuchen der Kopf des Tieres so langsam gehoben wurde, daß dabei nie ein rotatorischer Nystagmus auftrat, ließ sich die erwähnte konstante Differenz zwischen (größeren) Initial- und (kleineren) Dauerwerten der Bulbusraddrehung feststellen. Es kann also bei einer passiven Lageänderung des Kopfes deutlich unterschieden werden zwischen einer dabei auftretenden entgegengesetzten *Bewegung* der Bulbi und der während der ganzen Dauer der Kopfneigung beibehaltenen kompensatorischen Augen*stellung*. Diese allmähliche Abnahme der Raddrehung bis zu ihrem Dauerwert stellt möglicherweise das Resultat einer Adaptation der Rezeptoren des Otolithenapparates dar. Vielleicht ergeben sich aus dieser Tatsache aber auch gewisse Hinweise auf den *Auslösungsmechanismus* der vestibulär bedingten tonischen Augenreflexe. Ursprünglich wurden dieselben als auf Erregungen des Otolithenapparates allein beruhende Lagereflexe der Augen betrachtet, eine Ansicht, die namentlich von *Mach* (33), *Breuer* (7) sowie *Magnus* und *de Kleyn* (20, 35) vertreten wurde. Die erwähnte Beobachtung spricht nun eher im Sinne der Annahmen von *de Kleyn* und *Versteegh* (22) sowie *Lorente de Nò* (31), denenzufolge diese Bewegung der Augen auf einer Erregung der rasch ansprechenden Bogengangsrezeptoren beruhen, die kompensatorische Augenstellung dagegen durch Erregungen aus dem träger reagierenden Otolithenapparat aufrechterhalten werden soll.

Auch *während eines bestehenden Nachnystagmus* wird eine Stellungsänderung des Kopfes in der Sagittalebene um 10–30° durch eine entsprechende gegensinnige Raddrehung der Augen voll kompensiert. Diese Tatsache

scheint in einem gewissen Widerspruch zu stehen zu den Versuchen *Koellas* (23, 24), der bei einer sagittalen Kippung des Versuchstieres um 15° und 30° eine Raddrehung von durchschnittlich 9° bzw. 19°, d. h. um 60–65% des Kippwinkels, beobachtete, dagegen überhaupt keine eindeutige Raddrehung während eines Nystagmus feststellen konnte, wenn der Rumpf des Tieres gegenüber dem fixierten Kopfe gehoben wurde. Dennoch müssen wir auch hier aus unseren Versuchen den Schluß ziehen, daß bei der beim Heben des Kopfes beobachteten Bulbusraddrehung zum rein vestibulären Auslösungsmechanismus ein weiterer, vermutlich propriozeptiver Art, hinzugetreten ist, der erst die vollständige Kompensation ermöglicht. Daß *Koella* in seinen Untersuchungen bei Einwirkung propriozeptiver Halsreflexe postrotatorisch keine sichere Raddrehung feststellen konnte, ist wohl hauptsächlich auf die erwähnte Hemmung durch Einflüsse von seiten des Otolithenapparates und der optischen Fixation zurückzuführen.

Einer Erklärung bedarf noch das bereits beschriebene Phänomen, daß auch in unseren Kontrollfällen mit horizontal belassenem Kopf in der Regel während der Dauer des Nachnystagmus eine gewisse Raddrehung der Augen gegenüber der am Ende der Rotation eingenommenen Ruhelage zu beobachten war. Es blieb sogar meistens eine solche schwache Drehung des Bulbusmeridianes nach Abklingen des Nachnystagmus bestehen, wenn man die postrotatorische Lage des Auges in der Orbita mit derjenigen verglich, die während der Rotation nach Abklingen des Andrehnystagmus vorgelegen hatte. Wir führen diese Erscheinung auf folgende Ursachen zurück: In diesen ersten, zur Kontrolle angestellten Versuchen wurde der Kopf des Versuchstieres im Kopfhalter stärker vorgezogen und in dieser Lage befestigt, um störende Bewegungen der Tiere zu verhindern. Unter solchen Umständen kommt aber die lotrechte Drehachse 4–5 cm hinter die Verbindungslinie beider Labyrinthe zu liegen. Dieser exzentrischen Lage zufolge wirkt auf das Innenohr während der Drehung auch eine rostralwärts gerichtete Zentrifugalbeschleunigung und, beim Andrehen und Abbremsen, außerdem eine Progressivbeschleunigung ein. Erstere addiert sich, wie *Abrecht* (1) gezeigt hat, vektorenmäßig zur Erdbeschleunigung und bewirkt eine Raddrehung der Augen, wie sie bei Stellungsänderungen des Kopfes in der Sagittalebene beobachtet wird. Die für die Einstellung im Schwerefeld maßgebende Resultante aus Erd- und Zentrifugalbeschleunigung ist in unserem Falle nach vorne unten gerichtet. Das Erregungsbild des Otolithenapparates während der Rotation entspricht somit jenem bei nach vorn gesenktem Kopfe und hat daher eine Raddrehung der Augen mit dem oberen Cornealpol nach hinten zur Folge. Bei unseren Versuchen werden nach dem Abbremsen der Drehung auftretende Bulbusbewegungen auf die nach Abklingen des Andrehnystagmus eingenommene *perrotatorische* Ruhelage des Auges in der Orbita als Nullage bezogen. Die in diesen Kontrollfällen nach dem Anhalten beobachtete Differenz gegenüber der perrotatorischen Augenstellung kann daher als

Ausdruck einer Rückdrehung des während einer exzentrischen Rotation abgewichenen vertikalen Bulbusmeridianes in seine primäre Stellung vor der Rotation erklärt werden. Das Ausmaß dieser Abweichung von durchschnittlich 3° (vgl. Tabelle 2, E -A) entspricht annähernd jenem, das *Abrecht* (1) während einer mit gleicher Drehgeschwindigkeit auf derselben Drehapparatur durchgeführten Rotation von Kaninchen mit einem Labyrinthabstand von 5 cm von der Drehachse feststellen konnte.

Im selben Sinne sprechen auch die gelegentlich beim Anhalten beobachteten vorübergehenden Vertikalverschiebungen der Augen, wobei sich das linke, bei der Drehung vorangehende Auge nach oben bewegt. Auch hier dürfte es sich um Reflexe auf lineare Zusatzbeschleunigungen handeln, welche durch die exzentrische Lage des Vestibularapparates während der Rotation bedingt sind. Als auslösender Faktor wirkt dabei die Bremsung der nach links gerichteten Bewegung, was einer linearen Beschleunigung nach der rechten Seite gleichkommt. Die bei Verzögerung einer Linksdrehung auf die Otolithen einwirkende Resultante aus Beharrungsvermögen und Schwerkraft ist daher nach links unten gerichtet, was für das Tier gleichbedeutend ist mit einer Neigung des Körpers um die Längsachse nach der linken Seite. Entsprechend den von *Fleisch* (14) beschriebenen Augenreflexen auf Progressivbeschleunigungen hat dies eine Vertikalverschiebung des linken Auges nach oben zur Folge.

Man kann sich im Anschluß an diese Überlegungen fragen, warum nicht gewisse Vertikalabweichungen der Augen während einer Rotation auch in jenem Falle zu beobachten sind, wo die Drehung um eine genau durch die Mitte der Verbindungslinie beider Labyrinthe verlaufende Achse erfolgt. Das Innenohr liegt dabei gleichfalls exzentrisch und muß demzufolge dem Einflusse der Zentrifugalbeschleunigung unterliegen, wobei letztere allerdings infolge des geringen Abstandes der Labyrinthe von der Drehachse bei der von uns gewählten Drehgeschwindigkeit nur kleine Werte annehmen kann. Die Resultante aus Erd- und Zentrifugalbeschleunigung liegt in der durch die beiden Labyrinthe gelegten Transversalebene und verläuft von medial oben nach lateral unten. Das Erregungsbild des Otolithenapparates während einer solchen Rotation entspricht somit jenem, das theoretisch zustande käme, wenn die rechte Körperhälfte des Versuchstieres etwas nach der rechten, die linke um denselben Betrag nach der linken Seite geneigt würde. Wie müssen sich nun solche sich widersprechende Erregungen aus dem Vestibularapparat jeder Seite auf die Augenstellung auswirken? Nach den Untersuchungen von *Magnus* und *de Kleyn* (20, 35) beeinflußt ein Otolithenapparat die Stellung *beider* Augen und erzeugt an diesen bei einer Drehung des Kopfes um die Naso-Occipitalachse gegensinnige Vertikalverschiebungen, aber nur nach einer Richtung. Das gleichseitige Auge wird dabei nach oben, das gegenseitige nach unten abgelenkt. Nach einseitiger Labyrinthexstirpation ist diese Vertikalverschiebung der Augen

minimal, wenn sich in Seitenlage der erhalten gebliebene Vestibularapparat oben befindet, maximal dagegen, wenn die gesunde Seite unten liegt. Da infolgedessen im beschriebenen Falle der Otolithenapparat jeder Seite das Bestreben hat, das homolaterale Auge nach oben und das kontralaterale nach unten abzulenken, müssen sich, falls der Einfluß eines Vestibularapparates auf beide Augen gleich groß ist, diese Kräfte das Gleichgewicht halten. Andernfalls hätten sie gleichgerichtete Vertikalverschiebungen der Augen zur Folge. Noch wahrscheinlicher ist jedoch, daß sich die Einflüsse aus beiden Otolithenapparaten nicht erst peripher im Effektorensystem, sondern schon zentral aufheben, indem ein Zusammentreffen solcher widersprechender Erregungen vom Bauplan des Organismus nicht vorgesehen ist und diese daher zentral kollidieren.

Die Lage der Nystagmusschlagebene während einer Stellungsänderung des Kopfes sei im folgenden noch etwas eingehender betrachtet. Nach der bisher vorherrschenden Ansicht wird diese durch die Drehungsebene bzw. die Ebene des gereizten Bogengangspaares allein bestimmt; Zwischenlagen sollen (zentral oder peripher) durch vektorielle Addition der von den verschiedenen Bogengangserregungen ausgehenden Wirkungen zustande kommen. Diese Anschauung geht auf die von *Purkinje* (38) und *Flourens* (15) angegebenen Gesetze zurück. Sie wurde von *Ewald* (11) und *Steinhausen* (42) auf Grund ihrer Reizversuche an den Bogengängen übernommen. *M. H. Fischer* (12) hat sich ihr ebenfalls angeschlossen, wie auch *Bárány* (2), der angibt, daß die Schlagebene des Nystagmus durch eine senkrecht zur Drehachse durch den Bulbus gelegte Ebene dargestellt werde. Darnach wäre zu erwarten, daß der Nachnystagmus genau in der Ebene des gereizten Bogengangspaares, in in unseren Versuchen also horizontal, schlagen und seine Lage relativ zum Kopf auch bei einer nach Abschluß der Rotation erfolgenden langsamen passiven Lageänderung des Tieres beibehalten würde. Die in den vorliegenden Versuchen beim Kopfheben nach Bremsung der Drehbewegung beobachtete Gegendrehung der Schlagebene eines Nachnystagmus relativ zum Kopfe ist ein weiterer Hinweis darauf, daß diese Auffassung einer gewissen Ergänzung bedarf, was bereits *Koella* (23, 24, 25, 27) eingehend dargelegt hat. Es können für die Festlegung der Nystagmusschlagebene nicht allein die Erregungen aus den Bogengängen maßgebend sein; das primäre Bogengangserregungsbild muß irgendwie durch Afferenzen von seiten der Lagerezeptoren und der propriozeptiven Endigungen des Halsgebietes beeinflußt werden.

Während uns für die bei sagittalen Stellungsänderungen des Kopfes erfolgende *Bulbusraddrehung* der von *de Kleyn* angenommene Vorgang einer algebraischen Addition tonischer Labyrinth- und Halsreflexe zuzutreffen scheint, muß offenbar das Zusammenwirken beider Faktoren bei der Auslösung der kompensatorischen *Drehung der Nystagmusschlagebene* komplizierterer Natur sein. *Koella* (23) fand bei sagittaler Kippung eines Versuchstieres um 15° und 30° eine Schlagebenendrehung des bestehenden Nach-

nystagmus um durchschnittlich 17° bzw. 31°, wenn der Rumpf bei fixiertem Kopfe um gleiche Winkel gehoben wurde dagegen eine solche von 4,5° im ersten und 2° im zweiten Falle (24). Eine reine algebraische Addition beider Einflüsse beim Kopfheben müßte also zu einer Überkompensation führen. Dies ist offenbar nicht der Fall; der Winkel der Gegendrehung entspricht ungefähr jenem des Kopfhebens, so daß die Lage der Nystagmusschlagebene im Raum praktisch horizontal bleibt. Wir werden unten noch Gelegenheit haben, das Zustandekommen dieses Phänomens zu diskutieren.

In bezug auf die Beeinflussung der *Nystagmusdauer* und *-schlagzahl* durch eine Stellungsänderung des Kopfes zeigt ein Vergleich mit den Resultaten *Koellas* (23, 24) (Abb. 3), daß auch in dieser Hinsicht keine algebraische Addition der vestibulären und propriozeptiven Einflüsse stattfindet. Wie erwähnt, kommt es in unseren Versuchen bei gleichzeitiger Einwirkung vestibulär-tonischer und propriozeptiver Erregungen zu einer annähernd gleich starken Abnahme der Schlagzahl, wie sie *Koella* bei einer Lageänderung des ganzen Tieres, also bei alleiniger Reizung des Otolithenapparates, beobachtet hat. Die Verkürzung der Nystagmusdauer ist dagegen etwas ausgesprochener.

Wenden wir uns nun, vom Problem der Organisation der Augenbewegungen ausgehend, der Frage nach der *Entstehung* dieser kompensatorischen Drehung der Nystagmusschlagebene zu. Es liegt dabei der Gedanke am nächsten, sie könnte durch die mit der Bulbusraddrehung verbundene Verschiebung der Ansatzpunkte der geraden Augenmuskeln am Bulbus bedingt sein, indem dadurch die Zugrichtung und somit die Wirkung der Augenmuskeln auf den Bulbus eine Änderung erfährt. Die Mm. recti lat. und med. z. B. werden unter diesen Umständen nicht mehr eine reine Seitwärtswendung des Bulbus in der Horizontalebene bewirken, sondern auch vertikale und rotatorische Komponenten erhalten. Führt das Auge eine Raddrehung mit dem oberen Pol nach vorne aus, so wird der Ansatzpunkt des M. rectus med. nach unten, derjenige des M. rectus lat. nach oben verschoben. Eine Kontraktion des ersteren wird nun eine Wendung des Auges nach dem inneren Augenwinkel, gleichzeitig aber auch eine Senkung und leichte Raddrehung des Bulbus mit dem oberen Cornealpol nach hinten bewirken, während letzterer außer einer reinen Seitwärtswendung eine Hebung der Blickachse und daneben ebenfalls eine gewisse Rotation des Auges mit dem oberen Pol nach hinten erzeugt. Die nur schwachen rotatorischen Kräfte wirken also in beiden Fällen der bestehenden Raddrehung entgegen. Analoge Überlegungen lassen sich auch für die oberen und unteren geraden Augenmuskeln anstellen: nach einer Bulbusraddrehung enthalten sie nicht nur vertikale, sondern auch ad- und abduzierende sowie rotatorische Komponenten, welch letztere sich im Sinne einer Rückdrehung des Auges in seine Primärstellung auswirken. Auf Grund dieser Überlegungen wäre daher zu erwarten, daß eine rein durch Verschiebung der Muskelansatzpunkte bedingte Schlag-

ebenendrehung kleiner oder höchstens gleich groß wie die Bulbusraddrehung sein könnte und dieser zeitlich genau parallel verlaufen müßte. Die von uns konstant beobachtete, das Ausmaß der Raddrehung bei größeren Kippwinkeln noch übertreffende Drehung der Nystagmusschlagebene kann also nicht nur durch die veränderten Bedingungen im Zusammenspiel der Effektoren erklärt werden. Eine vom Organismus wahrscheinlich auch teilweise verwirklichte Möglichkeit könnte darin bestehen, daß die durch ein bestimmtes Erregungsbild des Otolithenapparates erzeugte kompensatorische Augenstellung, in unserem Falle die Bulbusraddrehung, stabilisiert wäre durch propriozeptiv ausgelöste Reflexe, wobei ein reflektorischer Einsatz von Zusatzkräften in den entsprechenden raddrehenden Muskeln durch Spannungen bewirkt würde, welche im Verlaufe des Nystagmus durch die eine Rückdrehung des Bulbusmeridianes und der Schlagebene anstrebenden geraden Augenmuskeln erzeugt werden.

Daß das ganze Phänomen aber nicht nur peripher auf Grund der Bulbusraddrehung erklärt werden kann, ergibt sich eindeutig aus kürzlich an dieser Stelle publizierten Versuchen (*Koella, Forster* und *Szabó* [28]), in denen auch nach Durchtrennung der schrägen Augenmuskeln trotz der damit verbundenen weitgehenden Ausschaltung der Raddrehung eine deutliche, oft vollwertige kompensatorische Schlagebenendrehung festgestellt werden konnte. Aber auch verschiedene von *Koella* bereits angeführte und sich aus den vorliegenden Untersuchungen wiederum ergebende Argumente sprechen gegen eine solche rein periphere Entstehung der Schlagebenendrehung. Es sind dies besonders die erwähnte zeitliche Differenz zwischen Raddrehung und Drehung der Schlagebene sowie die zwischen beiden bestehenden quantitativen Unterschiede. Außerdem kann auch die von uns nach dem Kopfheben beobachtete Abschwächung der Nystagmusintensität nicht allein durch eine Änderung der Verhältnisse im Effektorenapparat erklärt werden. Die *Verkleinerung der Amplitude* bei größeren Kippwinkeln könnte allenfalls auf die durch eine Raddrehung bedingte Änderung der Spannungsverhältnisse der Augenmuskeln und eine damit verbundene ungleiche Beweglichkeit des Auges nach verschiedenen Richtungen in der Orbita zurückgeführt werden. Die Abnahme der Nystagmusdauer und -schlagzahl deuten jedoch auf eine Änderung des zentralen Erregungsbildes hin. So gelangen wir zum Schluß, daß der Ort des funktionellen Kontaktes der Bogengangserregungen mit den Afferenzen des Otolithenapparates und denjenigen der propriozeptiven Endigungen des Halses *zentral* liegen muß, daß mit anderen Worten unter diesen Einflüssen eine Umstellung der Augenmuskelinnervation und damit eine zentrale Steuerung des Nystagmusablaufes im Sinne eines *gelenkten Reflexes* (*Hess* [16]) erfolgt.

Während nämlich beim horizontalen Nystagmus eine alternierende Kontraktion und Erschlaffung der horizontalen Augenmuskeln das dynamische Element darstellt und die übrigen Augenmuskeln wohl hauptsächlich im

Sinne einer Stabilisierung der Drehachse wirken, müssen nach einer Raddrehung ganz andere Muskelkombinationen zum Einsatz kommen. Im Laufe der Bewegung hat entsprechend der damit verbundenen Änderung der Zugrichtung eine fortwährende Anpassung und Abstimmung der Muskelkräfte aufeinander zu erfolgen. Betrachten wir als Beispiel die von uns untersuchte, nach links gerichtete langsame Phase eines nach Abbremsen einer Linksrotation auftretenden horizontalen Nachnystagmus am linken Auge. In Normallage des Kopfes genügt hierfür eine langsame Kontraktion des M. rectus externus bei langsamer Erschlaffung des M. rectus internus. Führt das Auge eine Bulbusraddrehung nach vorne aus, wie das beim Heben des Kopfes der Fall ist, so ändern sich die Bedingungen wesentlich. Primär ist für die Raddrehung in erster Linie eine Kontraktion der schrägen Augenmuskeln, bei einer Raddrehung mit dem oberen Cornealpol nach vorne also eine solche des M. obliquus superior verantwortlich. Dieser hält während der langsamen Nystagmusbewegung die eingenommene kompensatorische Augenstellung entgegen der rückdrehenden Wirkung des M. rectus ext. fest, dessen Ansatzpunkt sich nach oben verschoben hat. Der bei größeren Winkeln der Bulbusraddrehung ziemlich beträchtlichen hebenden Kraft des letzteren muß durch den M. rectus inferior das Gleichgewicht gehalten werden. Im Laufe einer Seitwärtsbewegung des Auges werden die schrägen Augenmuskeln immer mehr eine hebende resp. senkende Wirkung erhalten, während in gleichem Maße ihre rotatorischen Komponenten immer schwächer werden. Umgekehrt werden die Mm. recti sup. und inf. in zunehmendem Maße zu Rotationsmuskeln, wobei ihre vertikale Bulbusbewegungen bewirkenden Kräfte abnehmen. In extrem seitlicher Augenstellung sind die schrägen Augenmuskeln nahezu reine Heber resp. Senker, die oberen und unteren Mm. recti dagegen fast nur Rotatoren. Letzteres ist um so mehr der Fall, weil ihre Ursprungsstellen nach den Untersuchungen von *Magnus* (34) und *Wessely* (46) beim Kaninchen lateral von der Rotationsachse des Auges liegen und daher eine Kontraktion dieser Muskeln schon am geradeaus gerichteten Auge außer der Vertikalbewegung eine leichte Drehung im Sinne einer Annäherung ihrer Ansatzstelle am Bulbus an den äußeren Augenwinkel zur Folge hat. Während einer lateralwärts gerichteten langsamen Nystagmusbewegung wird daher die Aufgabe der Aufrechterhaltung der kompensatorischen Raddrehung nach vorne immer mehr vom M. obliquus sup. auf den M. rectus inf. übergehen, während umgekehrt die Erhaltung des Gleichgewichtes der vertikalen Kräfte in zunehmendem Maße an Stelle des M. rectus inf. durch den M. obliquus inf. gewährleistet wird. Entsprechend muß das Umgekehrte im Verlaufe der raschen Rückbewegung des Auges in seine Primärstellung der Fall sein, wobei der infolge Verschiebung des Ansatzpunktes nach unten auftretenden senkenden Komponente des M. rectus med. zuerst durch den M. obliquus sup., dann durch den M. rectus sup. das Gleichgewicht gehalten wird. Es ist nach diesen Überlegungen verständ-

lich, daß während eines ganzen Nystagmusschlages bei bestehender Raddrehung sämtliche sechs Augenmuskeln beansprucht werden, ja daß dies sogar bei normaler Augenstellung in der Orbita der Fall sein muß, da sich im Verlaufe der Bewegung stets neue Zugkräfte ergeben, die durch eine entsprechende Mobilisierung von Gegenkräften kompensiert werden müssen, wenn die ursprüngliche Richtung der Bewegung beibehalten werden soll. Bei Registrierung der während eines Nystagmus erfolgenden Kontraktionen der verschiedenen Augenmuskeln haben denn auch *de Kleyn* (19) und *Lorente de Nò* (31) eine solche Beteiligung aller Muskeln bestätigen können.

Eine Drehung der Nystagmusschlagebene ohne gleichzeitige Bulbusraddrehung, wie sich dies nach Durchtrennung der schrägen Augenmuskeln feststellen ließ (*Koella*, *Forster* und *Szabó* [28]), oder eine die Raddrehung noch übertreffende Schlagebenendrehung wie im vorliegenden Falle, kann nach dem oben Gesagten nur durch ein koordiniertes Zusammenwirken der Mm. recti lat., recti sup. und obliqui sup. einerseits, der Mm. recti med., recti inf. und obliqui inf. andererseits, zustande kommen.

Warum aber findet im Falle der Drehung der Nystagmusschlagebene nicht eine algebraische Addition der vestibulären und propriozeptiven Einflüsse statt wie bei der kompensatorischen Raddrehung der Augen? Für die Ausbildung kompensatorischer Augenstellungen bedeutet die algebraische Addition dieser reflektorischen Einflüsse aus dem Vestibularapparat und dem Halsgebiet ein sinnvolles Geschehen, das überhaupt erst eine volle Kompensation der unter natürlichen Verhältnissen vorkommenden Kopfbewegungen ermöglicht. Demgegenüber bewirkt schon der vestibuläre Einfluß allein eine voll kompensierende Drehung und damit ein Horizontalbleiben der Nystagmusschlagebene im Raum. Eine bei einfacher Addition der propriozeptiv ausgelösten Schlagebenendrehung zu erwartende Überkompensation unterbleibt dagegen; sie würde ja eine Fehlleistung bedeuten. Es entspricht dies einem für das motorische Geschehen allgemein gültigen Prinzip. Zur Ausführung einer zielgerechten Bewegung ist je nach der Ausgangslage der Einsatz verschiedener Muskelkombinationen erforderlich. Eine bestimmte Bewegung stellt daher nicht den Ausdruck eines festgefügten zentralen Innervationsschemas dar, sondern das zentrale Erregungsbild wird in jedem Moment durch die im betreffenden Bewegungsapparat herrschenden Bedingungen beeinflußt. Bei der Auslösung einer Augenbewegung nach der Seite z. B. wird die Lage des Bulbus in der Orbita, die Ausgangsstellung für die Seitwärtswendung, innervatorisch mitberücksichtigt. Es geschieht dies auf Grund der «stummen Leistung der Propriozeptivität» (*Hess* [16]), durch welche die Stellung aller Körperteile, im besonderen Falle die Augenstellung, in jedem Moment zentral repräsentiert ist. Der Bewegungsablauf wird durch propriozeptive Afferenzen richtungsmäßig, zeitlich und quantitativ fortwährend gesteuert, wodurch ein Abweichen vom Bewegungsziel oder

ein Überschreiten desselben vermieden wird. Während bei der Auslösung der Bulbusraddrehung die beiden rezeptorischen Systeme, Vestibularapparat und Propriozeptivität des Halses, parallel auf das zentrale effektorische Substrat einwirken, und dabei eine Summation ihrer Einflüsse stattfindet, müssen im Falle der Schlagebenendrehung an Stelle dieser parallelen Anordnung Wechselbeziehungen treten. Der Bewegungserfolg des vestibulären Kompensationsmechanismus muß eine Hemmung des propriozeptiv bedingten zur Folge haben und umgekehrt. Der vestibuläre Augennystagmus als gesteuerter Reflex wird also nicht nur durch die Erregungsgebilde des Otolithenapparates und der Halspropriozeptoren beeinflußt, sondern die Wirkung dieser lenkenden Faktoren selbst wird wiederum durch solche gegenseitige Beziehungen quantitativ kontrolliert, wodurch eine *mehrfache Steuerung des Reflexvorganges* gewährleistet ist.

In unseren zum Studium der Organisation der vestibulär-reflektorisch ausgelösten Augenbewegungen angestellten Untersuchungen diente der Nachnystagmus als *Modell* eines Bewegungsvorganges, das die Funktionsweise der zugrunde liegenden zentralen Apparatur erkennen läßt. Die Tatsache, daß es sich beim Nachnystagmus um ein biologisch bedeutungsloses Phänomen handelt, fällt daher unter diesem Gesichtspunkt weniger in Betracht. Es ergeben sich zudem genügend Hinweise, daß in bezug auf die Organisation der Augenmotorik Rückschlüsse auf eine analoge Wirkung vestibulärer und propriozeptiver Einflüsse beim Andrehnystagmus statthaft sind. Dies geht aus den Untersuchungen *Koellas* (25) über den vestibulären Augennystagmus während Drehungen um nicht lotrechte Achsen sowie aus eigenen, unveröffentlichten Versuchen über die Richtung der Augenbewegungen beim Andrehnystagmus in verschiedenen Kopflagen eindeutig hervor. Auch in diesen Fällen bleibt die Nystagmusschlagebene im Raum horizontal, wenn der Kopf des Tieres während der Drehung gegenüber dem Rumpf um einen bestimmten Winkel gehoben ist. Unsere Schlußfolgerungen lassen sich daher auch auf den physiologisch bedeutungsvollen Andrehnystagmus übertragen.

Die Tatsache einer experimentell feststellbaren, mehrfachen reflektorischen Steuerung der scheinbar so einfachen Nystagmusbewegungen des Auges ist ein weiterer Hinweis darauf, daß die zentrale Apparatur in ihrer organisatorischen Struktur offenbar sehr komplexer Natur ist.

Zusammenfassung

1. Im Rahmen von Studien über die Organisation der Motorik wird an Kaninchen der Einfluß einer Stellungsänderung des Kopfes in der Sagittalebene auf einen bestehenden horizontalen Nachnystagmus der Augen experimentell untersucht. Unmittelbar nach dem Abbremsen der während einer Minute um eine vertikale Achse durchgeführten Rotation der Versuchstiere wird ihr Kopf um Winkel von 10°, 15°, 20° und 30° gegenüber dem in Normal-

stellung fixierten Rumpfe gehoben. Zur Registrierung des Nystagmus wird die bereits früher hier übliche Methode der Kinematographie verwendet, mit deren Hilfe speziell die Lage des primär vertikalen Bulbusmeridianes, der Nystagmusschlagebene und die Amplitude der langsamen Nystagmusphase untersucht. Nystagmusdauer und -schlagzahl hingegen am Versuchstier direkt bestimmt werden.

2. Nach passivem Heben des Kopfes um bestimmte Winkel kann außer der bekannten Bulbusraddrehung eine gleichgerichtete kompensatorische Drehung der Nystagmusschlagebene in der Orbita nach vorne unten um den ungefähren Betrag der Lageänderung des Kopfes beobachtet werden. Die Lage der Schlagebene bleibt dadurch im Raum praktisch horizontal. Eine Überkompensation der Kopfbewegung durch die Schlagebenendrehung findet nicht statt.

3. Auch die Nystagmusintensität ändert sich nach dem Kopfheben: Dauer und Schlagzahl, bei größeren Kippwinkeln auch die Amplitude des Nystagmus, nehmen ab.

4. Die Genese dieser Phänomene wird diskutiert. In erster Linie muß eine zentrale Umstellung der Nystagmusinnervation unter dem Einfluß von Afferenzen aus dem Otolithenapparat und den propriozeptiven Endigungen des Halses angenommen werden. Im Falle der Bulbusraddrehung summieren sich diese Einwirkungen nach Art einer algebraischen Addition. Für die Auslösung der Schlagebenendrehung muß dagegen ein komplizierterer Integrationsmechanismus angenommen werden, der Wechselbeziehungen der beiden erwähnten Faktoren sowie propriozeptive Einflüsse aus den Augenmuskeln umfaßt. Eine gewisse Bedeutung kann außerdem der infolge einer Bulbusraddrehung zustande gekommenen Verschiebung der Muskelansatzpunkte und der damit verbundenen Änderung der Kräfteverhältnisse und Zugrichtungen im Augenmuskelapparat zukommen. Die Existenz dieser Regulations- und Kompensationsmechanismen kennzeichnet den Nystagmus als *mehrfach gelenkten Reflex* (*Hess*).

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. *W. R. Hess*, möchte ich an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank für die freundliche Überlassung des Themas und für seine wertvollen Anregungen aussprechen.

Herrn Dr. *W. Koella* danke ich herzlich für die Übernahme der Leitung und die tatkräftige Unterstützung dieser Arbeit.

1. *Abrecht, Th.:* Diss. Zürich 1950. – 2. *Bárány, R.:* Mschr. Ohrenhk. **40,** 191 u. 207 (1906); **46,** 244 (1912). – 3. *Bartorelli, C.*, und *Wyss, O. A. M.:* Pflügers Arch. **245,** 511 (1942). – 4. *Bianchetti, G.:* Diss. Zürich 1942. – 5. *ter Braak, J. W. G.:* Pflügers Arch. **238,** 327 (1937). – 6. *Breuer, J.:* Med. Jahrb. 1874, H. 1, S. 72; 1875, H. 1, S. 87. – 7. *Breuer, J.:* Pflügers Arch. **48,** 195 (1891). – 8. *Brown A. Crum:* J. Anat. a. Physiol. **8,** 327 (1874). – 9. *Buys, E.:* Rev. Oto-Neuro-Ocul. (Fr.) **2,** 641 u. 721 (1924); **3,** 10 u. 15 (1925). – 10. *Chilow, K. L.:* Z. Hals- usw. Hk. **16,** 452 (1926);

17, 484 (1927). – 11. *Ewald, J. R.:* Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden, J. F. Bergmann 1892. – 12. *Fischer, M. H.:* Die Regulationsfunktionen des menschlichen Labyrinthes. München, J. F. Bergmann 1928. – 13. *Fleisch, A.:* Pflügers Arch. **194,** 554 (1922). – 14. *Fleisch, A.:* Pflügers Arch. **195,** 499 (1922). – 15. *Flourens, P.:* Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux dans les animaux vertébrés. Paris 1824, 2e éd. Paris 1842. – 16. *Hess, W. R.:* Biol. Zbl. **61,** 545 (1941); Naturw. **30,** 441 (1942); **30,** 537 (1942). – 17. *Hess, W. R.:* Helv. Physiol. Acta Suppl. V (1948). – 18. *de Kleyn, A.:* Pflügers Arch. **186,** 82 (1921). – 19. *de Kleyn, A.:* Confinia Neurolog. **2,** 257 (1939). – 20. *de Kleyn, A.,* und *Magnus, R.:* Pflügers Arch. **186,** 6 u. 61 (1921). – 21. *de Kleyn, A.,* und *Magnus, R.:* Pflügers Arch. **186,** 39 (1921). – 22. *de Kleyn, A.,* und *Versteegh, C.:* Acta oto-laryng. (Schwd.) **24,** 34 (1936). – 23. *Koella, W.:* Helv. Physiol. Acta **5,** 154 (1947). – 24. *Koella, W.:* Helv. Physiol. Acta **5,** 430 (1947). – 25. *Koella, W.:* Helv. Physiol. Acta **6,** 280 (1948). – 26. *Koella, W.:* Helv. Physiol. Acta **5,** C 33 (1947). – 27. *Koella, W.:* Hab.-Schrift, Zürich 1949. – 28. *Koella, W., Forster, G.,* und *Szabó, Th.:* Helv. Physiol. Acta **7,** 305 (1949). – 29. *Lorente de Nò, R.:* Skand. Arch. Physiol. **49,** 251 (1926). – 30. *Lorente de Nò, R.:* Die Labyrinthreflexe auf die Augenmuskeln. Wien und Berlin, Urban & Schwarzenberg 1928. – 31. *Lorente de Nò, R.:* Erg. Physiol. **32,** 73 (1931). – 32. *Löwenstein, O.,* und *Sand, A.:* J. Physiol. **99,** 89 (1940); Proc. roy. Soc. **129 B,** 256 (1940). – 33. *Mach, E.:* Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig, Wilhelm Engelmann 1875. – 34. *Magnus, R.:* Körperstellung. Berlin, Springer 1924. – 35. *Magnus, R.,* und *de Kleyn, A.:* Handbuch d. norm. u. pathol. Physiol. XI/I, 868 u. 1002 (1930); XV/I, 29 (1930). – 36. *McNally, W. J.,* und *Stuart, E. A.:* War Medicine **2,** 683 (1942). – 37. *Ohm, J.:* Z. Hals- usw. Hk. **16,** 521 (1926); **17,** 259 (1927); **41,** 88 (1936); **41,** 260 (1937); Mschr. Ohrenhk. **64,** 970 (1930). – 38. *Purkinje, J. E.:* Med. Jahrb. d. österr. Staates **6,** 79 (1820). 4. u. 10. Bull. d. naturw. Sekt. d. schles. Ges. Breslau 1825; 2. Bull. 1826. – 39. *Ross, D. A.:* J. Physiol. **86,** 117 (1936). – 40. *Schatzmann, M.:* Diss. Zürich 1943. – 41. *Shukow, G. E.:* Wiss. Ber. Leshaft Inst. **5** (1922). – 42. *Steinhausen, W.:* Pflügers Arch. **217,** 747 (1927); **228,** 322 (1931); **229,** 439 (1931); **232,** 500 (1933); Z. Zellforsch. **7,** 513 (1928); Arch. Ohr- usw. Hk. **132,** 134 (1932); Z. Hals- usw. Hk. **34,** 201 (1933); Z. Laryng. usw. **26,** 29 (1935). – 43. *Steinhausen, W.:* Pflügers Arch. **235,** 538 (1935). – 44. *Ulrich, H.:* Pflügers Arch. **235,** 545 (1935). – 45. *Van der Hoeve, J.,* und *de Kleyn, A.:* Pflügers Arch. **169,** 241 (1917). – 46. *Wessely, K.:* Arch. Augenhk. **81,** 111 (1916).

Curriculum vitae

Am 4. Februar 1921 wurde ich als Bürger von Zürich in meiner Heimatstadt geboren. Hier besuchte ich die Primarschule sowie anschließend das kantonale Realgymnasium. Nach der im Sommer 1939 abgelegten Maturitätsprüfung wandte ich mich dem Medizinstudium zu, das ich, mit Ausnahme zweier klinischer Semester in Lausanne, an der Universität Zürich absolvierte. Im Frühjahr 1941 bestand ich das erste, im Frühjahr 1943 das zweite propädeutische Examen und schloß meine Studien im Frühjahr 1947 mit dem eidg. Staatsexamen ab. Seither arbeite ich als Assistent am Physiologischen Institut der Universität Zürich.